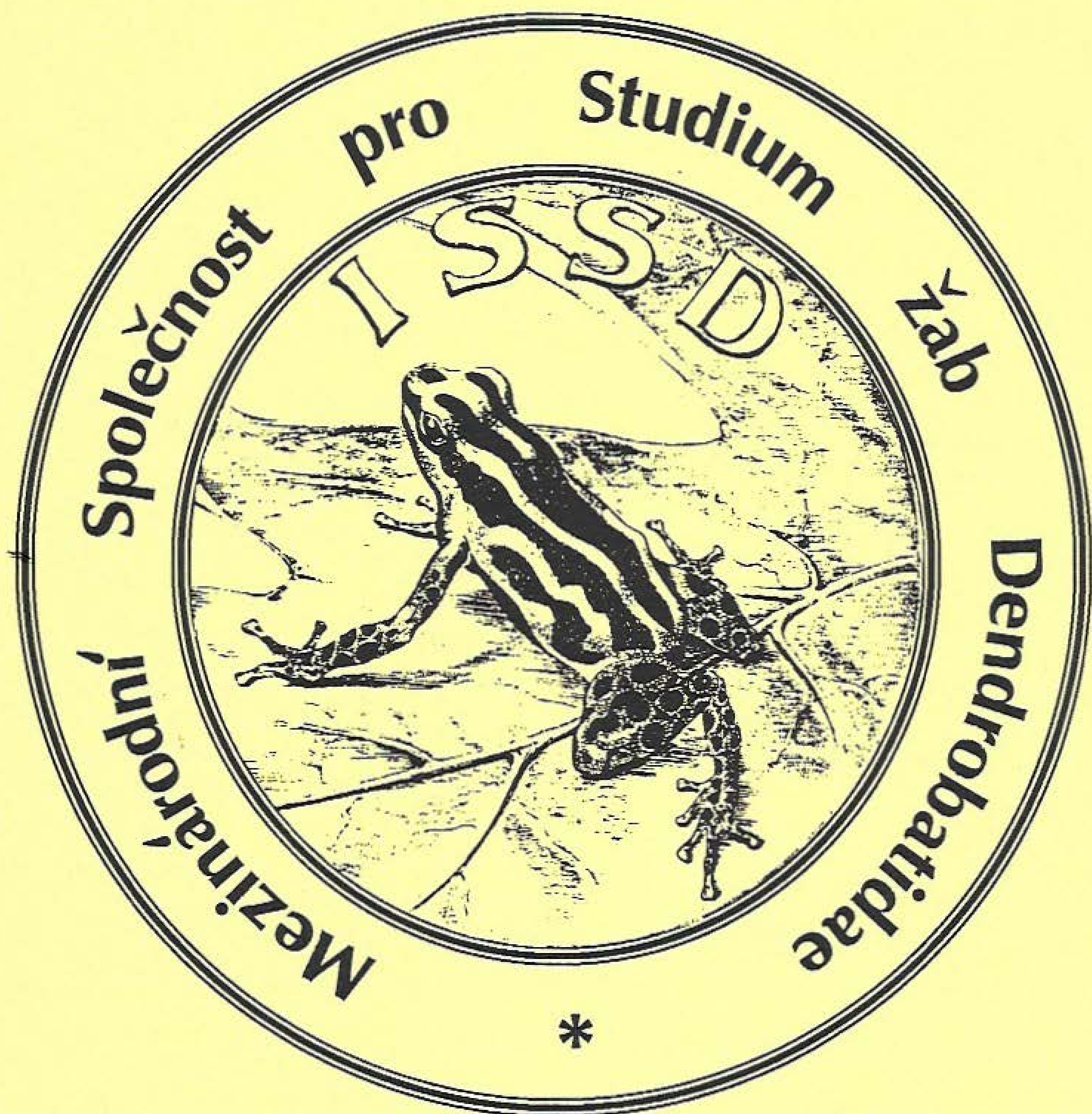


ISSD NEWSLETTER

Volume II Number 3 May 1989

Note From the Editor:



ften it is said that the health of a society is reflected in its newsletter. I believe that this is essentially true. This is the fifth edition of volume one, and the next edition will be the last for 1988. Throughout this year we have tried to stick to a "featured frog" format. This edition features *Dendrobates histrionicus* and *Dendrobates lehmanni*. It is coincidental that these frogs are being featured at a time when one of them is once again widely available, at least in the U.S.. This is not one of the better known species and it would seem that information about it is badly needed. I hope that the two papers presented herein will be helpful to those trying to work with these frogs for the first time.

Volume I, number 6 will be printed in November of this year. The featured frog of this edition will be *Dendrobates tinctorius*. At the present time I do not have <u>any</u> material for this edition.

This brings me back to the issue of the health of the society. In these first five editions we have received "major" papers from only eight different members. 1988 has so far been a very good year for the society. **ISSD** began as only an idea, the feasibility of which was questionable. Through extensive advertising it was determined that enough interest existed to warrant formation of the society. **ISSD** has now grown to a total membership of 110. It is truly an international society, with members living in Canada, the United States, England, Scotland, Switzerland, Belgium, Holland, Colombia, Guyana, West Germany, East Germany, and Czechoslovakia. (In case you were wondering what language appears on the LoGo this time, it is Czech). We have a workable constitution, and a governing body. We have had a successful first "annual" meeting. I have received quite a bit of correspondence praising the newsletter. All in all, I am pleased with the way things are going. This is not to say that there have not been some disappointments. I would certainly like to see more member input into the newsletter. I have stated this before, and at the risk of embarrassing myself, I will stress it one more time; **I need more written material to continue this publication!**

I would like some feedback from the readers as to what they like and what they would like to see changed. Shall we continue the "featured frog" format or switch to a more open forum? I would like to see more dialogue on issues of common interest in these newsletters. It was hoped that the **Breeders Forum** column would serve as a vehicle for this, but so far there has not been much interest in it. I would like to see the merits of breeding exchanges discussed. I would like to see the issue of crossbreeding discussed; all the pros and cons. Would anyone care to comment by way of an editorial on the listing of all dendrobatids on appendix II of the CITES treaty list? Perhaps some of our readers are not well informed about CITES or the other various regulations that govern the transporting of dendrobatids within the U.S. and around the world; a good general paper on this might be very informative.

As we go into 1989 , and Volume II, please give some consideration to active involvement. The health of the society depends on it!

Note From the Editor:



ith this third edition of Volume II, the process of refinement of the cover is complete. All the covers for the rest of the year have been printed. The language of the logo and the edition number and date will vary, but otherwise the cover will be as you see it on this volume.

Information concerning the upcoming annual **ISSD** meeting is contained in this volume. One of the things that we would like to accomplish at this meeting is the completion of a ballot for the election of officers for 1990. The election itself will be handled via a mail vote as it was last year. If you wish to submit a name in nomination (it is perfectly acceptable to nominate yourself) please refer to the information contained herein concerning the meeting; it is here that you will find the names of the members of the nominating committee.

We have promised to publish the important paper written by Helmut and Elke Zimmermann that first appeared in Salamandra last year. Unfortunately the translation of this paper into English has proven to be a much more formidable task than was originally anticipated. Therefore we have decided not to publish the entire paper in English. Rather we will first publish it in German and in a later edition we will publish an English summary. The paper itself is quite lengthy and complex. In an effort to save space we have deleted the credits and bibliography in this publication. When the English summary is published we will there give the complete bibliography. Many thanks to the Zimmermanns for consenting to this republication.

In a prior edition I called upon the members to supply me with papers for the newsletter. Specifically I asked for a paper on the CITES treaty. Scott Solar, has responded to the call and submitted a short essay on that topic. I am still hopeful that some of you will be submitting essays on the question of hybridization and crossbreeding. I am not expecting anyone to submit a paper putting forth a "right" answer. To this question, there are no right answers, only opinions. This is a topic of some controversy and that is precisely the reason why I would like some dialogue on the subject. It would be very informative to know what people are thinking with respect to this topic. Lets have an essay for the next newsletter!

We have all become familiar with the writings of Eric Wevers. Those of us who will be attending the Symposium next month will have the opportunity to hear him present a paper on some "European" husbandry methods with specific emphasis on the keeping and breeding of *Dendrobates azureus*. To those who will not get the chance to hear Eric, we offer the consolation of the publication of his IHS paper in the July edition of this newsletter.

In Volume II number 2 we saw something a little different, namely, numerous short little anecdotal quotes and excerpts from frog folklore. When papers are printed there is often a short empty space at the end of the last page. "Fillers" are needed to flesh out the pages and this was the purpose of these little quotations. However, it turns out that they were quite a hit! All the comments that I have received to date about these have been strongly positive. If any of you have any little "fillers" like this, please forward them to me so that we can all enjoy them.

The CITES Convention;
How does it Relate to Dendrobatids and their Keepers?

by: Scott Solar

It appears that there is much confusion surrounding the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES). CITES has established procedures to regulate the import and export of imperiled species covered by the treaty. There are ninety-five nations party to the treaty. The intention is to protect rare plants and animals from over collection for the open market. The treaty allows developing nations, which do not have their own legislative mechanism in place, to protect their native species.

The convention is set up to use three divisions called Appendices. The first, Appendix I, includes species presently threatened with extinction. The second, Appendix II, covers species for which there is no conclusive proof of impending extinction but for which there is an apparent danger of that occurring in the future if trade in those species is not regulated. This category is inherently more vague and subject to differing opinions than the Appendix I classification. Appendix III, includes species which are not listed on the other appendices but which are regulated for conservation purposes by a member nation.

How does this relate to dendrobatids? On October 22, 1987, the Netherlands sponsored the inclusion of the Genera *Dendrobates* and *Phyllobates* in Appendix II. This sponsorship was supported by Surinam. No distinctions were made between the various species, but rather the genera were listed as a group. Scientific verification of threatened or endangered status is not a prerequisite for Appendix II classification. Dendrobates are not the only animals (or plants) that are listed as a group rather than by individual species. While it may seem illogical for classification in this manner, nonetheless the rules of the convention allow it. For example, the first entry listed in the Class *Reptilia* is: "Order *Crocodylia*; *Alligatoridae*, all species except those in App. I". No changes have been made, to date, to accommodate the recent reclassification of the genera. This means that, technically, the Genera *Epipedobates*, *Minyobates*, *Phobobates*, and *Allobates* are not listed. However, I think it would be unwise to try to challenge this technicality.

The regulations governing Appendix II require that a permit from the

exporting nation be obtained prior to importation of listed animals or plants. This is true even if the specimens are captive bred. No permit is required from the government of the importing nation. However, presentation of the exportation permit is required at the portal of entry of the importing nation. As a result, listed animals or plants which are shipped from nations which are not party to the treaty do not escape its protection if the are being shipped to a nation which is party to the treaty. The CITES treaty is an international treaty, governing the trafficking of specimens across international borders. It has no authority within the boundaries of any individual nation. For example, CITES permits are not required for the shipping of dendrobatid frogs from one state to another within the borders of the U.S. (Hawaii included). To better understand the implications of this I will give a specific example; A private breeder, in West Germany, has surplus offspring of *Dendrobates azureus*, a species in high demand in the United States. An American breeder arranges to purchase these specimens. Prior to their shipment, the German breeder must procure a CITES permit from the government of West Germany for their exportation. If this is not done the American breeder cannot legally receive them. If the permit does not accompany the shipment the specimens will be confiscated at the portal of entry. When specimens are confiscated by the U.S. Fish and Wildlife Service for lack of a CITES permit, they are usually disposed of by donation to a Zoo or other such institution. They are not returned to the shipper. If no home can be found for the specimens, they are destroyed.

Some nations charge a fee for issuance of the permit, others do not. In the U.S. the fee for the permit is $25.00. The process takes about six weeks. It is not always possible to obtain a CITES permit, and it is rarely easy. This is true even for captive bred specimens. While it is often easier to obtain a permit for captive bred specimens, the burden of proof of captive breeding is on the breeder. For this reason it is advised that breeders keep good records of their activities with respect to breeding. Also it is advisable to keep records of the origin of breeding stock. As an example, suppose the American breeder mentioned above does manage to legally import the *D. azureus* he desires. He should keep a copy of the original CITES permit so that if he ever decides to export the progeny of his frogs he will be able to show where he obtained his breeding stock. This, coupled with good records of the breeding, would enable the breeder to get a new CITES permit to export his captive bred offspring relatively easily.

This essay is meant only to cover the basic CITES treaty in a general way. Accounts of how individual countries interpret the treaty are forthcoming. If you have information regarding your nation's use of the treaty please forward it to me. Questions relative to non-dendrobatid species are also welcome.

CONVENTION ON INTERNATIONAL TRADE IN ENDANGERED SPECIES OF WILD FAUNA AND FLORA (CITES)

LIST OF PARTY NATIONS

Afghanistan (1/28/86)
Algeria (2/21/84)
Argentina (4/8/81)
Australia (10/27/76)
Austria (4/27/82)
Bahamas (9/18/79)
Bangladesh (2/18/82)
Belgium (1/1/84)
Belize (9/21/86)
Benin (5/28/84)
Bolivia (10/4/79)
Botswana (2/12/78)
Brazil (11/4/75)
Cameroon, United Republic of (9/31/81)
Canada (7/9/75)
Central African Republic (11/25/80)
Chile (7/1/75)
China, People's Republic of (4/8/81)
Colombia (11/29/81)
Congo (5/1/83)
Costa Rica (9/28/75)
Cyprus (7/1/75)
Denmark (10/24/77)
Dominican Republic (3/17/87)
Ecuador (7/1/75)
Egypt (4/4/78)
El Salvador (7/29/87)
Finland (8/8/76)
France (8/9/78)
Gambia (11/24/77)
German Democratic Republic (1/7/76)
Germany, Federal Republic of (6/20/76)
Ghana (2/12/76)
Guatemala (2/5/80)
Guinea (12/20/81)
Guyana (8/25/77)
Honduras (6/13/85)
Hungary (8/27/85)
India (10/18/76)
Indonesia (3/28/79)
Iran (11/1/76)
Israel (3/17/80)
Italy (12/31/79)
Japan (11/4/80)
Jordan (3/14/79)
Kenya (3/13/79)
Liberia (6/9/81)
Liechtenstein (2/28/80)
Luxembourg (3/12/84)
Madagascar (11/18/75)
Malawi (5/6/82)
Malaysia (1/18/78)
Mauritius (7/27/75)
Monaco (7/18/78)
Morocco (1/14/76)
Mozambique (6/23/81)
Nepal (9/16/75)
Netherlands (7/18/84)
Nicaragua (11/4/77)
Niger (12/7/75)
Nigeria (7/1/75)
Norway (10/25/76)
Pakistan (7/19/76)
Panama (11/15/78)
Papua New Guinea (3/11/76)
Paraguay (2/13/77)
Peru (9/25/75)
Philippines (11/16/81)
Portugal (3/11/81)
Rwandese Republic (1/18/81)
Saint Lucia (3/15/83)
Senegal (11/3/77)
Seychelles (5/9/77)
Singapore (2/28/87)
Somalia (3/2/86)
South Africa, Republic of (10/13/75)
Spain (8/28/86)
Sri Lanka (8/2/79)
Sudan (1/24/83)
Suriname (2/15/81)
Sweden (7/1/75)
Switzerland (7/1/75)
Tanzania, United Republic of (2/27/80)
Thailand (4/21/83)
Togo (1/21/79)
Trinidad and Tobago (4/19/84)
Tunisia (7/1/75)
Union of Soviet Socialist Republics (12/8/76)
United Kingdom (10/31/76)
U.S.A. (7/1/75)
Uruguay (7/1/75)
Venezuela (1/22/78)
Zaire (10/18/76)
Zambia (2/22/81)
Zimbabwe (8/17/81)

Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen

(Anura: Dendrobatidae)

HELMUT ZIMMERMANN & ELKE ZIMMERMANN

Mit 7 Abbildungen

Abstract

The behavioral repertoire of 32 species of the family Dendrobatidae is described on the basis of 62 behavioral parameters. According to decreasing similarities of homologous behavioral parameters 9 „species groups" are established: I *Colostethus* group, II *Epipedobates pictus* group, III *Epipedobates tricolor* group, IV *Phobobates silverstonei* group, V *Allobates femoralis* group, VI *Phyllobates terribilis* group, VII *Dendrobates leucomelas* group, VIII *Dendrobates quinquevittatus* group, IX *Dendrobates histrionicus* group.

On the basis of characteristic behavioral parameters the species groups IV *(silverstonei)* and V *(femoralis)* are placed into two new genera, *Phobobates* nov. gen. and *Allobates* nov. gen.. Bioacoustic measurements and behavioral studies reveal a new species within the *D. quinquevittatus* complex, described as *Dendrobates variabilis* sp. n.

The degree of similarity and divergency as well as the direction of evolutionary differentiation into species and species groups is shown in an etho-taxonomic diagram.

Taking into account climatic conditions and geomorphological factors during the tertiary and pleistocene periods a hypothesis is established how the different species and species groups may have evolved.

Key words: Dendrobatidae; taxonomy; behavior; *Dendrobates variabilis* sp. n.; *Phobobates* nov. gen.; *Allobates* nov. gen.; biogeography; evolution.

1. Einleitung

Baumsteiger- oder Pfeilgiftfrösche (Fam. Dendrobatidae) bewohnen die tropischen Regenwaldgebiete Mittel- und Südamerikas. Aufgrund der klimatischen Bedingungen konnten sie nicht fossil nachgewiesen werden (DUELLMAN & TRUEB 1986, SILVERSTONE 1975). Untersuchungen über die stammesgeschichtliche Entwicklung dieser Frösche, die sich durch ein komplexes Werberitual und ein hochevolviertes Brutpflegeverhalten (WEYGOLDT 1987, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1985) auszeichnen, sind nicht bekannt. Eine zusammenfassende taxonomische Revision der ganzen Familie existiert nicht.

EDWARDS (1974) führt 63 verschiedene Arten der kryptisch gefärbten und ungiftigen Gattung *Colostethus* auf, die sich hauptsächlich durch dorsale und laterale Zeichnungsmuster sowie osteologische Charaktere unterscheiden. SILVERSTONE (1975, 1976) verwendet ebenfalls morphologische Kriterien für die Bestimmung der farbigeren und giftigen Arten der Gattung *Dendrobates* mit 33 Arten und *Phyllobates* mit 28 Arten. Dagegen haben MYERS et al. (1978) aufgrund toxikologischer Untersuchungen – weiterhin unterstützt durch Albumin-Analysen von MAXSON & MYERS (1984) – nur noch 5 Arten in der Gattung *Phyllobates* belassen und die restlichen 15 Arten dieser Gattung zu der bereits sehr artenreichen und stark differenzierten Gattung *Dendrobates* gestellt. Aus dieser Gattung *Dendrobates* hat MYERS (1987) 22 Arten der neuen Gattung *Epipedobates* und 8 Arten der neuen Gattung *Minyobates* zugeordnet.

Systematiker und Ethologen stimmen darin überein, daß zur Klassifizierung nicht nur morphologische und biochemische, sondern auch ethologische Kriterien herangezogen werden sollten (HENNIG 1982, LORENZ 1978, MAXSON & MYERS 1985, MAYR 1975), da gerade bei Arten mit äußerlicher Befruchtung Balz, Rufe, Brutpflege und andere innerartlichen Beziehungen als Isolationsmechanismen bei der Artbildung eine wichtige Rolle spielen (EIBL-EIBESFELDT 1987, IMMELMANN 1983, LITTLEJOHN 1977, MARTIN 1972, SCHNEIDER 1968, 1974). Ethologische Untersuchungen an Dendrobatiden wurden aber bisher nur an wenigen Arten und dann meist nur über Teilgebiete des Verhaltens durchgeführt.

Wir haben deshalb zunächst alle von anderen Autoren und uns zu diesem Themenkreis publizierten Einzeluntersuchungen sowie unsere bisher noch nicht veröffentlichten Verhaltensbeobachtungen an 16 Arten zusammengefaßt. Die Arten mit gemeinsamen Merkmalen ergaben entsprechend LORENZ (1941) neun „Artengruppen" (Gruppen von Arten mit homologen Verhaltensmerkmalen) mit abgestuften Ähnlichkeiten ihrer Verhaltensmerkmale. Ein auf dieser Basis aufgestelltes Etho-Taxonomie-Diagramm kann uns somit einen ersten Hinweis auf die stammesgeschichtliche Entwicklung der Dendrobatiden geben. Aufgrund morphologischer sowie vieler ethologischer Kriterien erschien es dabei geboten, die *silverstonei*- und *femoralis*-Artengruppen (IV und V) aus der Gattung *Epipedobates* herauszunehmen und beiden Artengruppen je einen eigenen Gattungsrang zuzumessen, Artengruppe IV *Phobobates* nov. gen. und Artengruppe V *Allobates* nov. gen.. Auf der Basis der dargestellten Befunde und unter Berücksichtigung erdgeschichtlicher, geomorphologischer und zoogeographischer Faktoren postulieren wir eine erste Hypothese über die Entstehung, Entwicklung und Ausbreitung der Dendrobatiden-Artengruppen und -Arten.

2. Material und Methode

In den letzten 15 Jahren haben wir in eigenen Terrarienanlagen folgende 28 der hier besprochenen 32 Dendrobatidenarten gehalten: *Colostethus trinitatis, Epipedobates parvulus, E. pictus, E. pulchripectus, E. anthonyi, E. tricolor, E. boulengeri-espinosai*-Komplex, *Phobobates silverstonei, P. trivittatus, P. bassleri, Allobates femoralis, Phyllobates vittatus, P. lugubris, P. terribilis, Dendrobates aura-*

tus, D. truncatus, D. leucomelas, D. tinctorius, D. fantasticus, D. reticulatus, D. quinquevittatus (Typ 1), *D. imitator* (Typ 2) und *D. variabilis sp. n.* (Typ 3), *D. pumilio, D. granuliferus, D. speciosus, D. histrionicus* und *D. lehmanni* (Taxonomie nach EDWARDS 1974, MYERS 1978, SILVERSTONE 1975, 1976 und diese Arbeit). Die Haltungsbedingungen sind bereits mehrfach dokumentiert (ZIMMERMANN, E. 1983, ZIMMERMANN, H. 1974, 1978b, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981, 1985a), so daß nicht mehr darauf eingegangen werden muß. Bisher konnten wir 19 Arten zum Teil bis in die F6-Generation nachzüchten (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1987a). Einzelarbeiten, Vergleiche und Zusammenfassungen über 12 der von uns gehaltenen 28 Arten wurden bereits publiziert (ZIMMERMANN, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1974-1987), die Ergebnisse unserer nicht veröffentlichten Untersuchungen an weiteren 16 Arten *(Colostethus trinitatis, Epipedobates parvulus, E. pictus, E. pulchripectus, E. anthonyi, E. boulengeri-espinosai, Phobobates silverstonei, P. trivittatus, Allobates femoralis, Dendrobates tinctorius, D. fantasticus, D. quinquevittatus* (Typ 1) und D. *variabilis* sp. n. (Typ 3), *D. pumilio, D. granuliferus* und *D. speciosus* sind in dieser Arbeit mit aufgenommen worden.

Außerdem wurden Veröffentlichungen über Verhaltensuntersuchungen an folgenden Arten hinzugezogen: *Colostethus palmatus* (EDWARDS 1974, LÜDDECKE 1974), *C. trinitatis* (EDWARDS 1974, KRINTLER 1982, SEXTON 1960, TEST 1962, WELLS 1980a), *C. collaris* (EDWARDS 1974, DOLE & DURANT 1974, DURANT & DOLE 1975), *C. inguinalis* (EDWARDS 1974, SAVAGE 1968, WELLS 1980b), *Epipedobates parvulus* (CRUMP 1974, DUELLMAN 1978, SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1983), *E. pictus* (AICHINGER 1985, DUELLMAN 1978, LESCURE 1976, SCHLÜTER 1980, 1984, SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1983), *E. pulchripectus* (SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1983), *E. anthonyi* (SILVERSTONE 1976), *E. tricolor* (SILVERSTONE 1976), *E. boulengeri-espinosai* (MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1976), *Phobobates silverstonei* (LÜLING 1971, MYERS & DALY 1979, SILVERSTONE 1976), *P. trivittatus* (AICHINGER 1985, HENZL 1986, MYERS & DALY 1979, SCHLÜTER 1980, SILVERSTONE 1976), *P. bassleri* (SCHULTE 1981a, SILVERSTONE 1976), *Allobates femoralis* (AICHINGER 1985, CRUMP 1974, DUELLMAN 1976, HÖDL 1983, LESCURE 1976, MEEDE 1980, SCHLÜTER 1980, 1984, SILVERSTONE 1976, WEYGOLDT 1980a), *Phyllobates vittatus* (BROODMAN 1974, OOSTVEEN 1974, SILVERSTONE 1976), *P. lugubris* (SAVAGE 1968, SILVERSTONE 1976), *P. terribilis* (MYERS et al. 1978), *Dendrobates auratus* (BREEDER 1946, DUNN 1941, MYERS & DALY 1976, OESER 1932, POLDER 1973-1975, SAVAGE 1968, SENFFT 1936, SILVERSTONE 1975, WELLS 1978), *D. truncatus* (SILVERSTONE 1975), *D. leucomelas* (POLDER 1973-1975, SILVERSTONE 1975), *D. tinctorius* (ENSINCK 1980, POLDER 1973-1975, SILVERSTONE 1975, WEYGOLDT 1982), *D. azureus* (HOOGMOED 1969, KNELLER 1982b, POLDER 1973-1975, SILVERSTONE 1975, ZIEGENHAGEN 1984), *D. fantasticus* (KNELLER 1983, MYERS 1982, SILVERSTONE 1975), *D. reticulatus* (MYERS 1982, SILVERSTONE 1975), *D. quinquevittatus* (Typ 1) (AICHINGER 1985, DUELLMAN 1978, LESCURE & BECHTER 1982, MEEDE 1980, MYERS 1982, SILVERSTONE 1975), *D. imitator* (Typ 2) (KNELLER 1982b, SCHULTE 1986), *D. variabilis* sp. n. (Typ 3) (SCHULTE 1981b), *D. pumilio* (BUNELL 1973, DUELLMAN 1966, GRAEFF & SCHULTE 1980, LIMERICK 1980, MCVEY et al. 1981, MYERS & DALY 1976, POLDER 1973-1975, SAVAGE 1968, WEYGOLDT 1980b, SILVERSTONE 1975), *D. granuliferus* (CRUMP 1972, GOODMAN 1971, MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1975), *D. speciosus* (JUNGFER 1985, SILVERSTONE 1975), *D. histrionicus* (MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1973, 1975), *D. lehmanni* (MYERS & DALY 1976, SILVERSTONE 1975).

Die Verhaltensbeobachtungen und -analysen für die vorliegende Arbeit erfolgten direkt über Verlaufsprotokolle, Fotoaufnahmen und Freihandskizzen sowie über ein Langzeit-Videosystem (National R) mit Panasonic Video Recorder 8050,

Panasonic Kamera mit Newvicon WV-3090 E und Canon-Zoom-Objektiv. Die Lautäußerungen wurden mit einem Uher-Electret-Kondensatormikrofon und über Uher 4200 Report Stereo-Tonbandgerät auf Tonband aufgenommen und der Schalldruckpegel mittels Impulsschall-Pegelmesser Bruel & Kjaer 2233 in einem Abstand von 20 cm (re 20 μ Newton s/m²; Peak, Fast, Linear) bestimmt. Über ein zur Lautanalyse nach Zimmermann (1985) ausgebautes Computersystem mc 6800 mit Peripheriegeräten wurde mittels Fast-Fourier-Transformation die Frequenz- sowie die Zeitmusteranalyse durchgeführt. Die Identifizierung der Tiere in den Terrarien erfolgte anhand von Fotoaufnahmen und durch Handzeichnungen ihrer Rückenmuster.

Die untersuchten Individuen der jeweiligen Arten und die dazugehörenden Ontogenesestadien wurden — soweit möglich — nach ihrem Ableben einzeln oder zusammen nach Populationen, Arten oder Artengruppen als Belegmaterial konserviert.

Freilanduntersuchungen haben wir im tropischen Regenwald von Ecuador 1984 und 1986 jeweils in den Monaten März/April durchgeführt. Dabei wurden speziell das Ruf- und Brutpflegeverhalten sowie die ökologischen Rahmenparameter folgender Dendrobatidenarten erfaßt: *Epipedobates-boulengeri-espinosai*-Komplex (22 km S Sto. Domingo de los Colorados, 20 km W Tinalandia, 1 km W Tandapi), *Dendrobates histrionicus* (18 km W und 21 km S Sto. Domingo de los Colorados) und *D. quinquevittatus* (Typ 1) (nahe Rio Pastaza, von Puyo bis Palora).

3. Ergebnisse

3.1 Verhaltensinventar und Etho-Taxonomie-Diagramm

Bei 32 Dendrobatidenarten haben wir zuerst 93 Verhaltensparameter pro Art registriert und sie 7 Funktionskreisen zugeordnet: Verhalten auf den Lebensraum bezogen, Agonistisches Verhalten, Werbeverhalten, Akustisches Verhalten, Ablaichverhalten, Brutpflegeverhalten und Verhalten der Larven. Diejenigen Verhaltensparameter, die in zwei (oder mehr) Funktionskreisen auftraten, wurden (Tab. 1 u. 2 am Ende dieser Arbeit) nur einmal aufgelistet (zum Beispiel können in den beiden Funktionskreisen Agonistisches Verhalten und Werbeverhalten folgende Parameter des Imponierens auftreten: Vorderkörper Aufrichten und Rufen, Aufstellen des ganzen Körpers, Aufpumpen des Körpers mit Luft, ruckartiges Gehen, hochbeiniges Staksen, Auf- und Abwippen mit Oberkörper, Kopfnikken).

Die in den Tabellen 1 und 2 aufgelisteten Merkmale mußten folgenden Forderungen entsprechen:

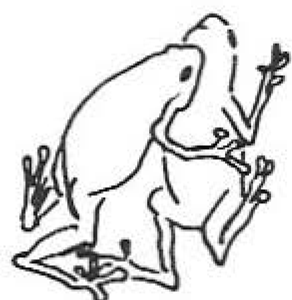
- „Homologiekriterien" nach Remane (1952). Bei niederen Taxa wie Arten einer Familie (hier Dendrobatidae) treffen sie zu.

Abb. 1. Darstellung einiger charakteristischer Verhaltensweisen nach Tabelle 1.
Representation of some typical behavioral parameters according to tab. 1. 



3

Vorderkörper aufrichten



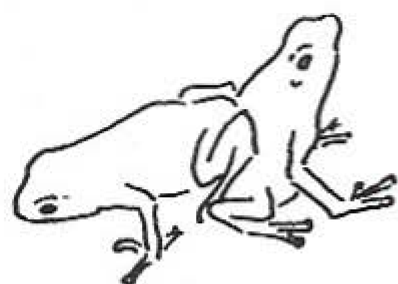
12

Frontales Umwerfen



14

Dorsales Umklammern



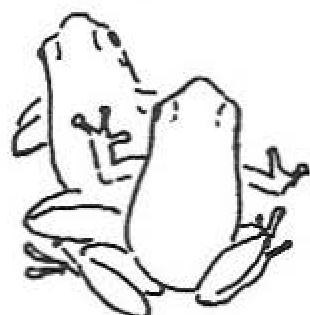
31

Körper/Anal-Berührung



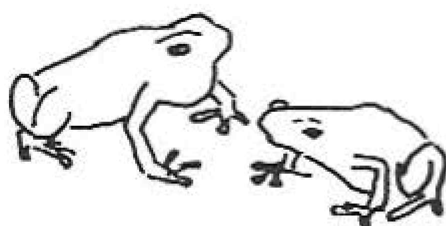
19

Larventransport wenig Kq



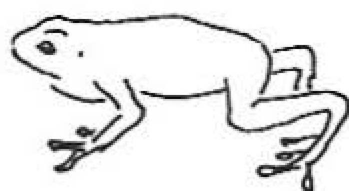
27

"M-Streicheln"



16

"Ducken"



38

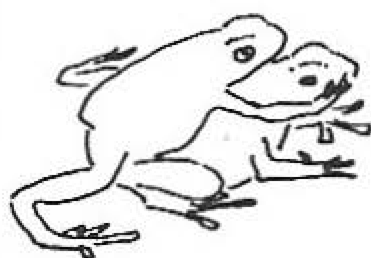
Hochbeiniges Staksen





36

Eiablage ohne M



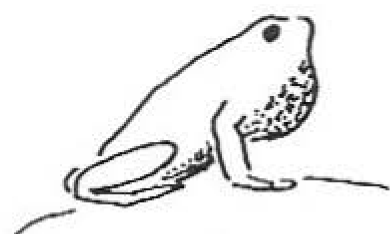
54

Kopfamplexus



54 (I)

Aufsteigen



52

Kehle zeigen (M,W)

- „Phyletische Homologien“ nach WICKLER (1965). Merkmale sind „angeboren“, im „Genom verankert“.
  Alle Verhaltensweisen, die – soweit bekannt und überprüfbar – durch Terrarienhaltung bedingt sein dürften, wie zum Beispiel das Verhalten bei der Fütterung oder das Revierverhalten innerhalb des Terrariums (nicht in der Natur) wurden aus diesem Verhaltenskatalog eliminiert.
- Keine „unzuverlässigen oder nichtssagenden Merkmale“ nach MAYR (1975). Hier sind Irrtümer nicht ganz auszuschließen, insbesondere, wenn auf verschiedenartige Merkmalsbeschreibungen anderer Autoren zurückgegriffen werden mußte. Deshalb haben wir zum Beispiel alle onomatopoetischen Beschreibungen von Froschrufen ausgeschieden, wenn für sie nicht zusätzlich physikalische Rufparameter oder Lautspektrogramme vorlagen.
- Keine ungenau beschriebenen, seltenen oder einmaligen Beobachtungen. Es wurden zum Beispiel nicht aufgeführt das nur wenige Male aufgetretene Unterschieben des W unter das M während der Werbezeremonie bei *Phyllobates vittatus* (eig. Beobachtungen), die Werbung mit sogenanntem „toedance“ bei *Colostethus collaris* (DOLE & DURANT 1974), das „Kopfbeißen“ bei *Phobobates silverstonei (=bicolor)* (LÜLING 1971).

Unter Berücksichtigung dieser Kriterien verblieben noch für die 32 Arten insgesamt 62 phylogenetisch verwertbare Einzelmerkmale, die wir in Tabelle 1 beschrieben, in derselben Reihenfolge in Tabelle 2 aufgeführt und in Abbildung 1 teilweise dargestellt haben. Diese Aufstellung der „gemeinsamen Merkmale“ ergab ein Bild von den „abgestuften Ähnlichkeiten“ der Verhaltensweisen und eine erste Aussage über die verwandtschaftlichen Beziehungen der 32 Arten Pfeilgiftfrösche. Wir konnten sie nun in 9 merkmalspezifische Gruppen untergliedern:

Artengruppe I	*Colostethus*-Gruppe (4 Arten). (Die Gattung *Colostethus* wurde als „Artengruppe“ aufgeführt, da an ihr nur über 4 Arten genauere Verhaltensuntersuchungen vorlagen und deshalb zur Zeit eine weitere Differenzierung nicht möglich ist).
Artengruppe II	*pictus*-Gruppe (3 Arten)
Artengruppe III	*tricolor*-Gruppe (3 Arten)
Artengruppe IV	*silverstonei*-Gruppe (3 Arten)
Artengruppe V	*femoralis*-Gruppe (1 Art)
Artengruppe VI	*terribilis*-Gruppe (3 Arten)
Artengruppe VII	*leucomelas*-Gruppe (5 Arten)
Artengruppe VIII	*quinquevittatus*-Gruppe (5 Arten)
Artengruppe IX	*histrionicus*-Gruppe (5 Arten)

Im Vergleich zu anderen Anuren ist das akustische Verhalten der Dendrobatiden sehr komplex. Es lassen sich auch nicht alle akustischen Parameter in das taxonomische Diagramm des Verhaltens entsprechend Tabelle 2 problemlos einordnen. Zum Beispiel tritt bei der *leucomelas*-Gruppe (AG VII) nur eine einzige Rufform pro Art auf und zwar entweder als Triller oder als Quärrlaut (Abb. 2 A, B). Dagegen weist die *tricolor*-Gruppe (AG III) fast alle bekannten Rufformen der

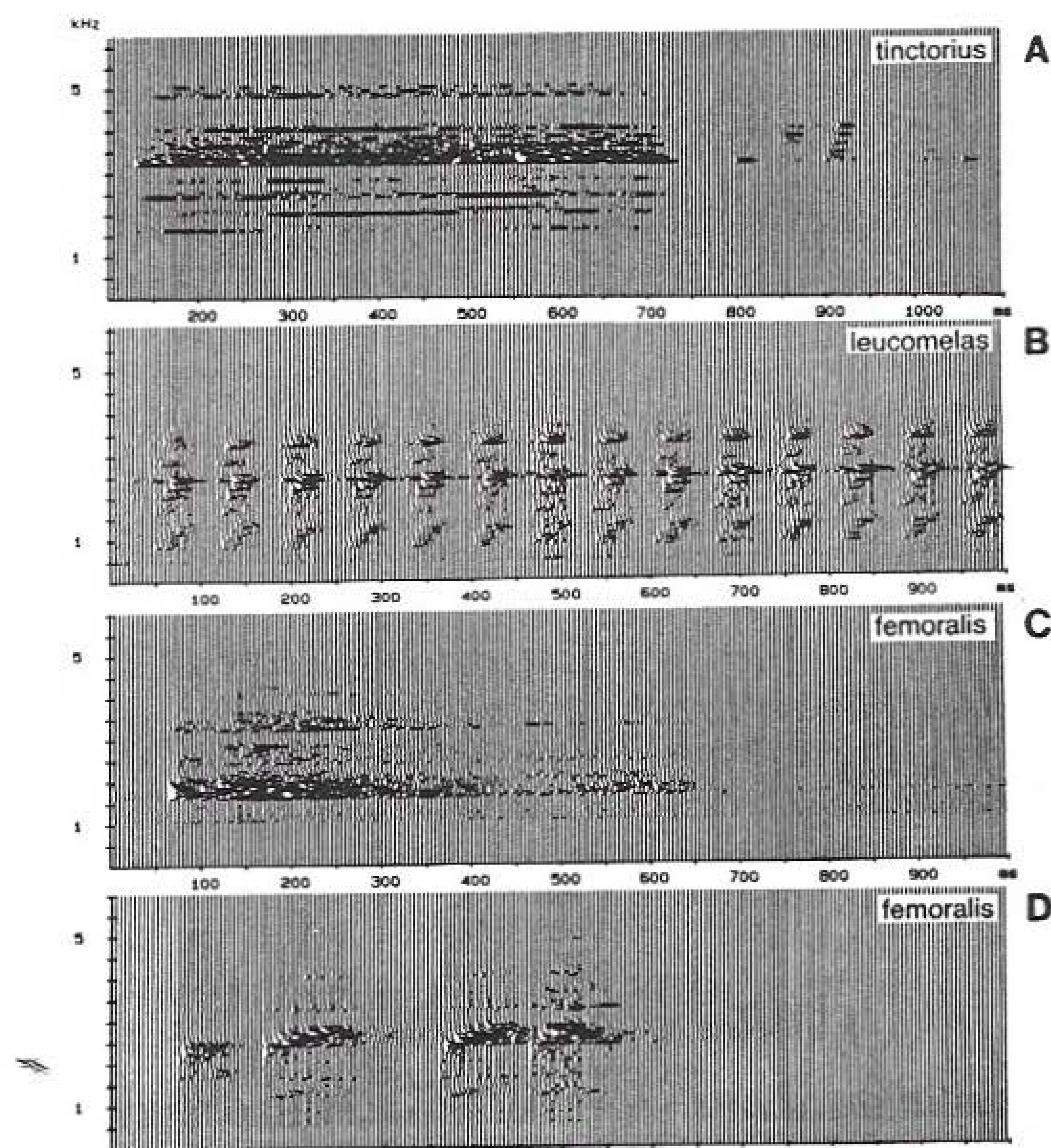


Abb. 2. Lautspektrogramme (Frequenzauflösung = 25 Hz, Zeitauflösung virtuell = 5,5 ms, Temp. = 24 °C). A = Werberuf von *Dendrobates tinctorius.* B = Werberuf von *Dendrobates leucomelas.* C = Werbenahruf von *Allobates femoralis.* D = Werbefernruf von *Allobates femoralis.*
Sound spectrograms (Frequency resolution = 25 Hz, time resolution virtual = 5,5 ms, t = 24 °C). A = Advertisement call of *Dendrobates tinctorius.* B = Advertisement call of *Dendrobates leucomelas.* C = Short range courtship call of *Allobates femoralis.* D = Advertisement call of *Allobates femoralis.*

Dendrobatiden vom Einzelpuls über Triller bis zum kombinierten Puls-Quärrlaut auf (Detaillierte Analysen des akustischen Verhaltens in ZIMMERMANN & RAHMANN 1987, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1986, 1987d und in „Acoustic signals in dart poison frogs and their implication for taxonomic and phylogenetic relationships“, in Vorb.).

3.2 *Dendrobates variabilis,* eine neue *Dendrobates*-Art

Die in dieser Arbeit besprochenen und von uns untersuchten Tiere von *Dendrobates quinquevittatus* sensu SILVERSTONE (1975), *Dendrobates quinquevittatus* (Typ 1), *Dendrobates imitator* (Typ 2) und *Dendrobates variabilis* (Typ 3), betrachten wir im Gegensatz zu SILVERSTONE (l. c.) als Geschwisterarten (MAYR 1967), also als eigene Arten. Nach SCHULTE (1986) kommen Typ 2 (*D. imitator,* grüngefleckter „Zweipunkter“) und Typ 3 (*D. variabilis,* grüngefleckter „Einpunkter“) im Departamento San Martin, Peru, sympatrisch vor ohne zu hybridisieren. Auch wir konnten bei unseren Tieren aus diesem Gebiet bei Terrarienhaltung keine Hybridisierungen feststellen. Wir ziehen als zusätzliches Kriterium (siehe Einleitung zu dieser Arbeit) wie bei den Primaten (ZIMMERMANN, E. et al., in Druck) zu den morphologischen und ethologischen Merkmalen die physikali-

schen Charakteristika der Rufe als Artunterscheidungsmerkmal (siehe auch SCHNEIDER 1968, 1974) hinzu. Detaillierte Angaben, insbesondere zur Diagnose, erfolgen in einer weiteren Arbeit (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, in Vorb.).

Im Sinne des Tier- und Artenschutzes erscheint uns eine Konservierung der derzeitig noch lebenden und reproduzierenden Paratypen nicht verantwortbar. Sie werden nach ihrem Ableben dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) zur Verfügung gestellt.

Dendrobates variabilis, sp. nov.

Holotypus: Nr. 7054 SMNS, Fundgebiet Departamento San Martin, Peru; leg. R. SCHULTE 1983.

Paratypen: lebend im Besitz der Verfasser, sonst wie bei Holotypus (Abb. 3).



Abb. 3. *Dendrobates variabilis* sp. n., Paratypus/paratype, Peru.

Ethymologie: *„variabilis“* deutet auf die große Variabilität in Form, Größe und Anzahl der Flecken hin.

Definition: Sehr kleiner *Dendrobates* mit 15,5-17,8 mm Körperlänge. Weibchen größer als Männchen. Rücken und Seiten intensiv grüne bis grüngelbe Grundfarbe mit abgerundeten und manchmal ineinanderfließenden schwarzen Flecken. Auf Kopf über Nase immer ein runder schwarzer Fleck. Kehle hellgrün mit wenig schwarzen Punkten, Bauch blaugrün mit vielen kleinen schwarzen Punkten. Vorder- und Hinterbeine grün mit kleinen schwarzen Flecken oder Punkten. Länge der ersten Zehe des Hinterfußes variabel, von kaum erkennbar bis deutlich ausgebildet.

Diagnose: *Dendrobates variabilis* unterscheidet sich äußerlich wenig von *D. imitator,* hat jedoch immer nur einen runden schwarzen Fleck auf der Nasenregion, während *D. imitator* an diese Stelle immer zwei Flecken aufweist, die gelegentlich in unterschiedlicher Form ineinanderfließen können. Wesentliche Unterscheidungsmerkmale und Isolationsmechanismen sind die Rufe (siehe „Rufparameter des *D.-quinquevittatus*-Komplexes“, Tab. 3 am Ende dieser Arbeit), die hier auch als Oszillogramme und Lautspektrogramme (Abb. 4 B, C, D) dar-

gestellt sind. Ebenfalls durch die Rufe unterscheidet sich *D. variabilis* von *D. quinquevittatus* (Tab. 3, Abb. 4 B, C, D). Ein äußerliches Unterscheidungsmerkmal ist die gelbe Grundfarbe des Körpers mit zwei schwarzen, manchmal unterbrochenen Längsstreifen auf dem Rücken von *D. quinquevittatus,* die bei manchen Populationen zu einem breiten Streifen verschmolzen sind und vor dem schwarzen Punkt auf dem Kopf sich Y-förmig aufteilen.

3.3 Zwei neue Gattungsnamen, *Phobobates,* nov. gen., für die Angehörigen der Artengruppe IV (*silverstonei*-Gruppe) und *Allobates,* nov. gen., für die Angehörigen der Artengruppe V (*femoralis*-Gruppe).

Myers et al. (1978) haben von 22 Arten der Gattung *Phyllobates* aufgrund toxikologischer Merkmale 16 Arten zur Gattung *Dendrobates* gestellt. Die Autoren vertreten bereits in derselben Arbeit die Auffassung, daß weitere Anstrengungen für eine stabilere Klassifizierung insbesondere der Gattung *Dendrobates* gemacht werden sollten. Maxson & Myers (1985) weisen darauf hin, daß zum Beispiel *E. espinosai* und *P. trivittatus* (dieser nach Weygoldt (1980a) para- oder sogar polyphyletischen Sammelgattung *Dendrobates*) weder zur Gattung *Dendrobates* noch zu *Phyllobates* gehören und eine oder mehrere weitere Linien präsentieren dürften. 1987 hat Myers die beiden Arten *E. espinosai* und *P. trivittatus* und weitere 20 Arten *Dendrobates* zu der neuen Gattung *Epipedobates* zusammengefaßt, wobei die Unterschiede zu *Dendrobates* meist in der Länge des 1. Fingers, der schmäleren Fingerspitzen und bei vielen dieser Arten im Vorhandensein von Zähnen liegen.

Daß morphologische Kriterien, wie zum Beispiel Zähne, nicht immer klare Kriterien bei der Gattungsabgrenzung der Dendrobatiden sind, darin stimmen bereits Silverstone und Myers et al. (in Myers et al. 1978) überein, da dieses Merkmal in mehr als einer Linie der Familie Dendrobatidae verlorengegangen ist. Doch selbst ein wesentlich klareres Unterscheidungsmerkmal, die Zusammensetzung und die Stärke der Hautgifte, erweist sich für die Klassifizierung der Art (oder Artengruppe) *A. femoralis* nach Myers et al. (1978) als unbefriedigend. Weiterhin wird bei Daly et al. (1987) festgestellt, daß bei Hautproben von *A. femoralis* zum Teil wenig, zum Teil auch keine Alkaloide (zum Beispiel bei einigen Exemplaren aus Kolumbien, Peru, Ecuador und Surinam) nachgewiesen werden konnten.

In dieser Arbeit werden deshalb zu den morphologischen und biochemischen zum ersten Mal ethologische Merkmale einer vorläufigen Klassifizierung der Dendrobatiden und der Abgrenzung ihrer Artengruppen und Gattungen zugrunde gelegt. Dabei zeigt es sich, daß die ethologisch zu den Gruppen II und III so unterschiedlichen Arten der Gruppe IV und der Gruppe V aus der neuen großen Gattung *Epipedobates* herauszunehmen sind und ihnen jeweils ein eigener Gattungsrang zuzumessen ist.

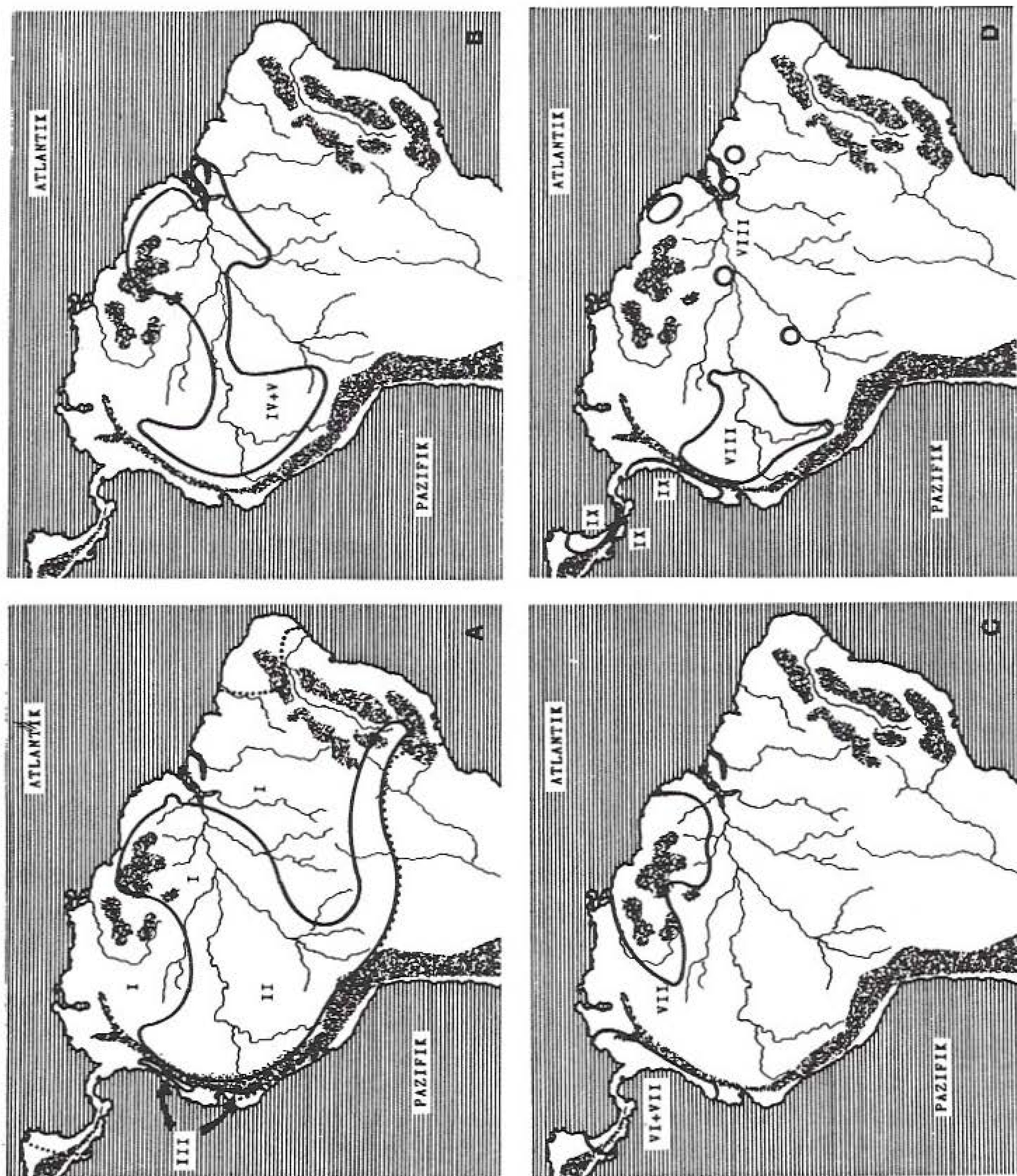


Abb. 5. Geographische Verbreitung der Dendrobatiden-Artengruppen. A = Artengruppen I, II und III. B = Artengruppen IV und V. C = Artengruppen VI und VII. D = Artengruppen VIII und IX.

Geographic distribution of the species groups. A = Species groups I, II and III. B = Species groups IV and V. C = Species groups VI and VII. D = Species groups VIII and IX.

Phobobates nov. gen.

Typus-Art: *Dendrobates silverstonei* MYERS & DALY, 1979.

Etymologie: *Phobobates* leitet sich ab von gr. phobos = Furcht, Flucht und von gr. bates = Läufer, Geher. Der Name weist darauf hin, daß die Angehörigen dieser Gattung sehr schreckhaft sind und bei Annäherung schon aus größerem Abstand fliehen.

Diagnose: Größte Formen der Familie Dendrobatidae (bis auf *D. tinctorius).* Adulti 32-50 mm Körperlänge (KL). Weibchen (W) größer als Männchen (M). Zähne vorhanden (nicht bei *trivittatus*). Körperfarben intensiv rot, orange, grün mit schwarz kombiniert. Rückenhaut stark granuliert. Zehen ohne Schwimmhäute. M territorial. Bei Werbung Werbefernruf als lange Folge von Einzelpulsen (Abb. 4 A), M folgt W, „Streicheln", Kopfnicken, Körper-Körper-Kontakt. Brutpflege durch M, Gelegebewässern, Larventransport meist alle Larven auf einmal (Tab. 2).

Phobobates unterscheidet sich von *Dendrobates, Phyllobates* und *Allobates* durch einfacher strukturierte Werberufe, ein einfacheres Werbe- und Brutpflegeverhalten (es fehlen die Merkmale 31-49 der Tab. 2) und durch die Größe (alle anderen Dendrobatiden — außer *D. tinctorius* — haben nur 16,5-45,0 mm KL). Von *Epipedobates* unterscheidet sich *Phobobates* durch die intensiven Körperfarben, das Fehlen vieler Verhaltensmerkmale bei Werbung und Brutpflege (es fehlen die Merkmale 54-62 der Tab. 2), insbesondere des Kopfamplexus, der nur bei allen in der Gattung *Epipedobates* verbleibenden Arten auftritt, durch die Größe (*Epipedobates*-Arten bleiben mit 16,5-27,0 mm KL immer wesentlich kleiner) und durch die, insbesondere zur *E.-tricolor*-Gruppe unterschiedlichen Werbefernrufe (Einzelpulse statt Triller).

Enthaltene Arten: *Dendrobates bassleri* MELIN, 1941; *Dendrobates silverstonei* MYERS & DALY, 1979; *Hyla trivittata* SPIX, 1824.

Verbreitung: West-, Zentral- und Ostamazonien, Peru, Ecuador, Kolumbien, Brasilien, Guayana, Surinam. Tieflandregenwald bis Bergregenwald max. 1 700 m (Karte, Abb. 5 B).

Allobates nov. gen.

Typus-Art: *Prosterapis femoralis* BOULENGER, 1884.

Etymologie: *Allobates* leitet sich ab von gr. allos = verschieden, ein anderer und von gr. bates = Läufer, Geher. Der Name weist darauf hin, daß die Angehörigen dieser Gattung (unter *femoralis* sind bisher zwei bioakustisch unterschiedliche Formen bekannt) im Habitus und Verhalten, besonders aber in der Toxizität und in den Werbefernrufen ganz verschieden zu allen anderen Arten der Dendrobatidae (außer *Colostethus*) sind.

Diagnose: Mittelgroße Form der Familie Dendrobatidae. Adulti 20,0-33,5 mm KL. W größer als M. Zähne vorhanden. Rücken schwarz oder dunkelbraun. Dorsolateralstreifen goldfarben bis gelb (Ecuador, Peru), oder weiß (Brasilien, Guaya-

na). Ventrolateralstreifen grünbronze bis weiß (Peru, Ecuador, Kolumbien) oder silberweiß (Brasilien, Guayana). Rückenhaut stark granuliert. Zehen basale Schwimmhäute. M territorial (Peru). Bei Werbung Werbefernruf als Folge von 4 Einzelpulsen (Abb. 2 D) (Brasilien) oder 3 Einzelpulsen (Peru), bei brasilianischer Form Brutpflege nur Larventransport durch M bekannt.

Allobates unterscheidet sich von *Epipedobates* und *Phobobates* durch die Körpergröße (Angehörige der Gattung *Epipedobates* kleiner, der Gattung *Phobobates* größer als *Allobates*), von *Phobobates, Phyllobates* und *Dendrobates* durch die wenig intensiven Körperfarben, von *Epipedobates, Phobobates, Phyllobates* und *Dendrobates* durch einige Verhaltensparameter (Tab. 2), durch eine geringe oder gar keine Toxizität und durch die spezifischen Werbefernrufe (Abb. 2 D), die aus einer Folge frequenzmodulierter Dreier- oder Viererpulse bestehen und bei Dendrobatiden (außer *Colostethus*) bisher nicht bekannt sind.

Enthaltene Art: *Prosterapis femoralis* Boulenger, 1884.

Verbreitung: Nordwest-, Zentral- und Ostamazonien (Ecuador, Kolumbien, Brasilien, Guayana), Variante Südwestamazonien (Peru). Tieflandregenwald bis Bergregenwald max. 1 750 m (Karte, Abb. 5 B).

3.4 Ursprung und Ausbreitung der Dendrobatiden – eine Hypothese

Um Hinweise auf die Evolution der Pfeilgiftfrösche zu erhalten, wurden dieser Arbeit bisher nur die Verhaltensweisen der Vertreter gut bekannter Arten zugrunde gelegt. Von den gesamten Verbreitungsgebieten der rezenten Arten ausgehend, haben wir zur Rekonstruktion der vermuteten stammesgeschichtlichen Entwicklungsvorgänge ergänzende biogeographische, geomorphologische und erdgeschichtliche Faktoren mit herangezogen.

Geomorphologisch wird das heutige Verbreitungsgebiet der Dendrobatiden in der Neotropis charakterisiert durch die Gebirgszüge und Ausläufer der nördlichen Anden, die Guayana- und Brasilianischen Schilder und die dazwischen liegende Amazonasniederung. – In der späten Kreidezeit soll im Norden noch eine Landverbindung mit Zentral- und Nordamerika existiert haben. Dann riß diese im Paläozän ab und erhielt erst wieder vom Pliozän an durch die Bildung der Panama-Landbrücke ihre derzeitige Ausbildung.

Die Entstehung der Kordilleren entlang der ganzen Westküste Südamerikas – vielleicht das wichtigste Ereignis für die Diversität der Dendrobatidenarten – begann im Erdmittelalter als Folge der Kontinentaldrift und durch Aufschieben des Erdteils auf die ozeanische Kruste, die Nazca-Platte (Subduktion und Faltung). Sie erfolgte in mehreren Abschnitten und Schüben. Erst zum Ende des Tertiärs und zu Beginn des Quartärs wurde die letzte Lücke im nördlichen Teil des langen Gebirgszugs geschlossen.

Das riesige Amazonasflachlandbecken, die biogeographische Provinz „Hylaea", hatte ursprünglich Meeresverbindung sowohl zum Pazifik durch das „Tor von Guayaquil" als auch zum Atlantik (Fittkau 1974). Erst nach der Schließung

dieser letzten Lücke durch neue Gebirgserhebungen der Anden im Pliozän und nach Auffüllung des Amazonasbeckens zu einem riesigen Binnenmeer suchten sich die Wassermassen dann durch Überflutung der Ränder der Guayana-Brasilien-Schilder endgültig den Abfluß zum Atlantik. Im Verlauf der geomorphologischen Ausgestaltung dieser riesigen Region im Tertiär und in Verbindung mit mehrmaligem Klimawechsel von feucht-tropischem über kalt-trockenes Klima bis zu den Eis- und Zwischeneiszeiten im Pleistozän entstand und entwickelte sich der größte Teil der heutigen Flora und Fauna — und somit auch der Herpetofauna — Südamerikas (Haffer 1979, Savage 1973).

Innerhalb dieser Faunenelemente haben sich die Dendrobatiden als eine relativ junge Familie entwickelt. Nach Lynch (1971, 1973) dürften sie mit den Elosiinae (= Hylodiinae), die heute im Süden Südamerikas im Anschluß an das Verbreitungsgebiet der Dendrobatiden vorkommen, gemeinsame Vorfahren (Leptodactylidae) haben. Beide Familien besitzen einige gemeinsame morphologische und ethologische Merkmale. Beide sind tagaktiv, und auch einige der Elosiinae sollen Hautgifte besitzen. Das erste Auftreten der Dendrobatiden beziehungsweise ihrer direkten Vorfahren wird zum Beginn der Erdneuzeit angenommen, jedoch von verschiedenen Autoren zu unterschiedlichen Epochen (Baez & Gasparini 1979: Tertiär; Maxson & Myers 1985: 5 Mill. Jahre für *Phyllobates;* Savage 1973: Tertiär; Silverstone 1975: 44 Mill. Jahre). Aufgrund unserer Analysen der Verhaltensmerkmale der Artengruppen dürfte das erste Auftreten der direkten Vorfahren der heutigen Dendrobatidenarten nach Trennung der ersten Landverbindung von Süd- und Zentralamerika zum Ende des Paläozäns (ca. 60 Mill. Jahre) und vor Auffaltung der nördlichen Gebirgskette der Anden und ihrer Ausläufer nach Zentralamerika und Schließung des „Tor von Guayaquil" im Pliozän (ca. 10 Mill. Jahre) erfolgt sein.

Wir sind dabei davon ausgegangen, daß

- die heutigen Arten und Artengruppen nicht voneinander abstammen, also nicht „hochentwickelt" oder „primitiv" sind, sondern
- die einzelnen Artengruppen, beziehungsweise ihre direkten Vorfahren, sich mehr oder weniger „gleichzeitig" (in Dimensionen geologischer Zeiträume gemessen) entwickelt haben und bis in die Gegenwart hinein durch Spezialisierung neue ökologische Nischen erschlossen haben,
- die Evolution der einzelnen Artengruppen (und zum Teil der Arten) in Korrelation mit der geomorphologischen Entwicklung zu sehen ist. Nach Savage (1982) war „the important phylogenetic factor (progenetic) the vicariance effect of mountain building".

3.4.1 Entwicklung der Artengruppe I, Gattung *Colostethus* (Abb. 5 A)

Das geographische Verbreitungsgebiet von *Colostethus* entspricht ungefähr dem aller anderen Dendrobatidengattungen, ist aber refugienartig meist auf höher liegende Regionen beschränkt. Von Panama bis zum nördlichen Peru und nach

Osten bis zum Atlantik haben die Arten dieser Gattung in unterschiedlicher Dichte und in einer großen Artenvielfalt die Kordilleren und ihre Ausläufer besiedelt und zwar vom Fuß der Gebirge bis in eine Höhe von 4 000 m (andere Dendrobatiden kommen dagegen nur selten bis in Höhen von max. 2 000 m vor). Als vorwiegend „gebirgsgebundene Arten" dürfte *Colostethus* diese spezialisierte Entwicklung hauptsächlich während der Eis- und Zwischeneiszeiten erfahren haben (Edwards 1974), also in einem jungem geologischen Zeitalter. Auch deshalb können wir sie nicht als „primitive" Vertreter der Dendrobatiden – wie Lynch (1971) und Noble (1931) – und eventuelle Ursprungsformen der anderen Dendrobatiden ansehen, da sie ein ähnlich komplexes Werbe- und Brutpflegeverhalten entwickelt haben wie der größte Teil der anderen Dendrobatidenarten. Über die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Arten dieser Gattung und über ihre Entwicklung Aussagen zu machen, ist noch verfrüht, da genaue ethologische Untersuchungen zur Zeit erst für wenige Arten vorliegen.

3.4.2 Entwicklung der Artengruppen II und III, *Epipedobates-pictus*- und *E.-tricolor*-Gruppen (Abb. 5 A)

Diese beiden Artengruppen unterscheiden sich – ähnlich den *Colostethus* – von den übrigen Dendrobatidenarten wesentlich in ihren Verhaltensmerkmalen (zum Beispiel tritt nur hier, bei allen Arten dieser beiden Gruppen der rein ausgebildete Kopfamplexus während der letzten Werbephase auf). Untereinander zeigen sie jedoch nur so geringe Unterschiede, daß ein direkter, gemeinsamer Vorfahre angenommen werden muß. Heute sind die beiden Gruppen aber durch die unüberwindbare, bis zu 6 000 m hohe Andenbarriere geographisch getrennt, obwohl die Grenzen ihrer Verbreitungsgebiete, zum Beispiel in Ecuador, nur etwa 200 km voneinander entfernt liegen. Hier scheint ein Modellfall dafür vorzuliegen, wie – nach Mayr (1975) – Populationen durch Schranken von der Ausgangsform separiert wurden, eine Zeitlang bei eingeschränktem Genfluß partiell isoliert blieben und aus dieser Unterart-Phase der Separation bei hinlänglich genetischer Differenzierung dann Artrang erreichten, das Ganze in diesem Fall übertragen auf die Arten- und Artengruppenbildung. Die Schranke wurde durch die Schließung der letzten Lücke des nördlichen Gebirgszuges der Anden (Fittkau 1974) vor etwa 10 Mill. Jahren errichtet, zu einer Zeit, als die wesentlichen Verhaltensmerkmale – korrelierend mit den morphologischen – bereits ausgebildet waren.

Wie bereits erwähnt, ist es bemerkenswert, daß wir in unseren Terrarien Bastardierungen zwischen den Angehörigen der gesamten *tricolor*-Gruppe bis zur F3-Generation erzielen konnten und daß die Vertreter der *pictus*-Gruppe in Gefangenschaft ebenfalls bastardieren (Weygoldt pers. Mitt.). Für *pictus* der Artengruppe II ist es charakteristisch, daß diese Art (es könnte sich auch um mehrere Arten handeln, die sich durch ihre Rufe unterscheiden [Hödl pers. Mitt.]) ein sehr großes Verbreitungsgebiet (Andenosthänge bis Atlantik) hat und sie den wechselhaften, auch heute noch recht unterschiedlichen Umweltbedingungen in der großen Amazonasregion gut angepaßt ist.

3.4.3 Entwicklung der Artengruppen IV und V, *Phobobates-silverstonei-* und *Allobates-femoralis*-Gruppen (Abb. 5 B) sowie VI und VII, *Phyllobates-terribilis-* und *Dendrobates-leucomelas*-Gruppen (Abb. 5 C)

Die Vertreter dieser Gruppen bewohnen den ganzen nördlichen Teil Südamerikas bis an die Atlantik- und Pazifikküsten, den Guayana-Schild, die östlichen Hänge der Anden sowie das ganze Amazonasgebiet. Trotz dieses großen Verbreitungsraumes und der großen Artenzahl besitzen sie – bis auf einige Unterschiede bei den *silverstonei-femoralis*-Gruppen – ein ähnliches Verhaltensinventar (Hybridisierungen innerhalb einzelner Artengruppen bei Gefangenschaftshaltung sind bekannt). Wie bei den Artengruppen II und III, so ist auch hier anzunehmen, daß sie wegen ihrer vielen gemeinsamen Verhaltensmerkmale aus gemeinsamen Vorfahren (je einer für die Artengruppen IV und V sowie einer für VI und VII zusammen) hervorgegangen sind, die etwa gleich „alt" wie diejenigen der Gruppen II und III sein dürften. Bemerkenswert ist weiterhin, daß die Angehörigen der *Phyllobates-terribilis-* (VI) und der *Dendrobates-leucomelas*-Gruppe (VII) nach Bildung der Panama-Landbrücke im Pliozän bis nach Costa Rica eingewandert sind (Savage 1982) und Gruppe VI nach Erhebung der jungen Kordilleren, der südlichen Gebirgszüge Zentralamerikas, eine ähnliche Entwicklung beschritten hat wie etwa 2 000 km weiter südlich die Angehörigen der Gruppen II und III: Die neugebildete Gebirgsbarriere bewirkte – wie bei verschiedenen anderen Amphibien und Reptilien auch (Savage 1982) – eine Populationsaufspaltung und durch weitere genetische Differenzierung eine Artenbildung, zum Beispiel in *Phyllobates vittatus* an der Pazifik- und *Phyllobates lugubris* an der Atlantikküste.

3.4.4 Entwicklung der Artengruppen VIII und IX, *Dendrobates-quinquevittatus-* und *D.-histrionicus*-Gruppen (Abb. 5 D)

Einen ganz anderen Weg der Entwicklung sind die Angehörigen dieser beiden Artengruppen gegangen. Sie erschlossen neue ökologische Nischen durch eine weitere Spezialisierung ihrer Lebensweise, insbesondere durch die für Dendrobatiden typische, von Gewässern unabhängige Eiablage und Brutpflege. Ihren Lebensraum bildeten nun die mittleren und oberen Regionen des tropischen Regenwaldes, in der sie mit den nur ganz geringen Wassermengen der dort wachsenden wassersammelnden Pflanzen, wie Bromelien, für die Erhaltung ihrer Arten auskommen. *Dendrobates quinquevittatus* (Typ 1) findet man im Tieflandregenwald des Amazonas, von seinen Quellfüssen in Peru und Ecuador bis zu seinem Mündungsgebiet (inselartig nach Abb. 5 D). Fundstellen seiner Geschwisterarten (Mayr 1975) *D. imitator* und *variabilis* sp. n. (Typ 2 und Typ 3) sowie *D. reticulatus* und *D. fantasticus* beschränken sich nur auf kleine Areale an den Berghängen dieser Zuflüsse. Diese Arten, insbesondere *D. quinquevittatus, imitator* und *variabilis* sp. n., haben auf Grund ihrer Lebensweise in Epiphytenbiotopen (Walter & Breckle 1984) des tropischen Regenwaldes neue Brutpflegestrategien entwik-

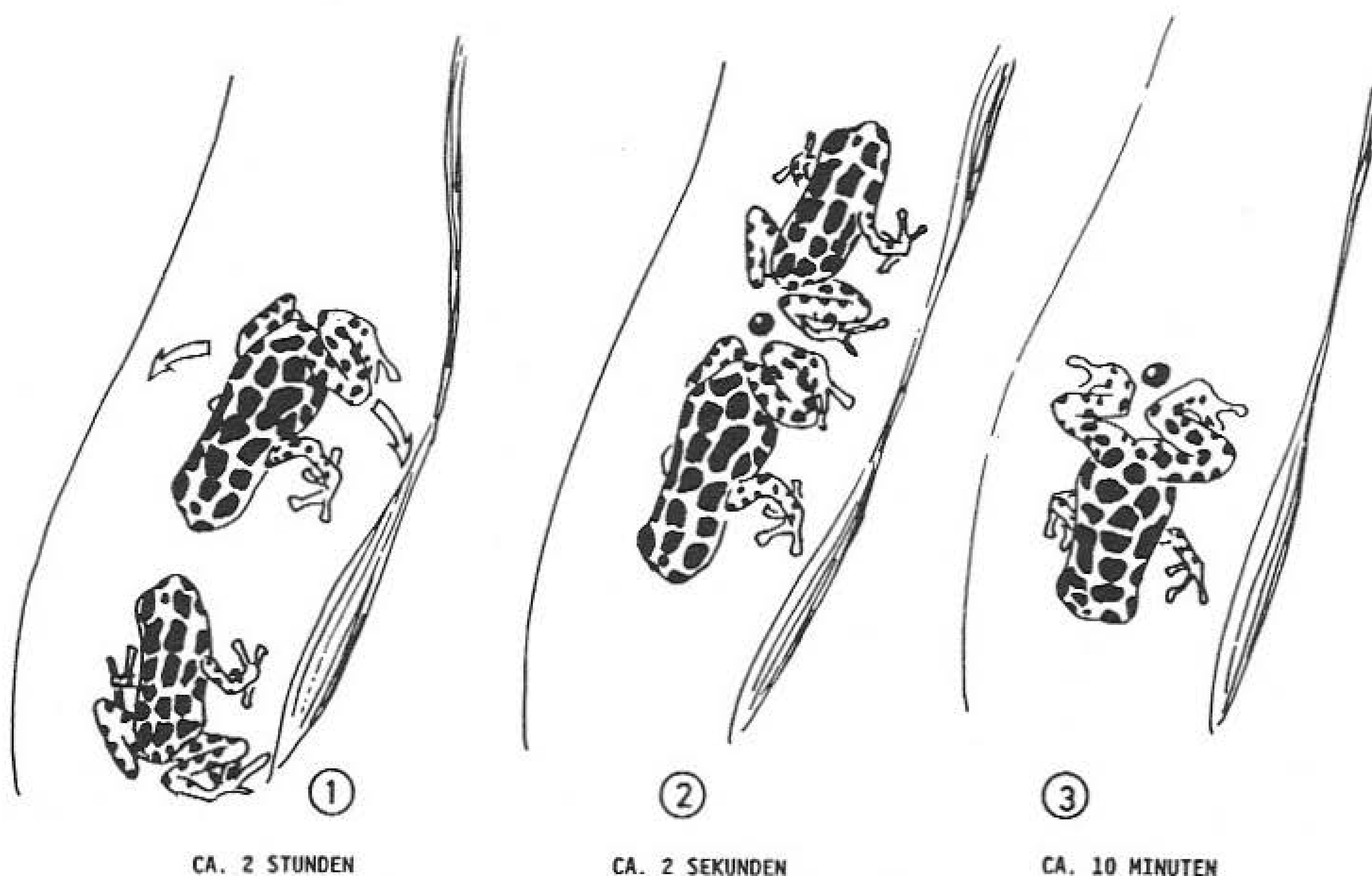


Abb. 6. Werbung und Eiablage von *Dendrobates imitator* (Typ 2). Die Werbezeremonie findet meist auf senkrechten oder schrägen, glatten Flächen statt. Das Weibchen bewegt sich halbkreisartig etwa 2 h lang immer wieder vor dem ruhig dasitzenden Männchen hin und her. Erst nach andauernden Körperkontraktionen erfolgt der Eiaustritt. Im selben Moment springt das Männchen über das Weibchen hinweg, sitzt nur 1-2 s in Anal-Anal-Stellung, ohne das Weibchen oder das austretende Ei zu berühren und springt sofort davon, während das Weibchen noch etwa 10 min beim Ei verbleibt (weiteres siehe Text).
Courtship display and oviposition in *Dendrobates imitator* (type 2). Courtship ceremony occurs in most cases at vertical leaf sites. For about 2 hours the female moves in a half circle around the male. He remains stationary and motionless, facing the female. After many body contractions the female lays one egg. In the same moment the male jumps over the female and sits for one second in anal-anal position, touching neither female nor egg. When the male turns away, the female remains in her position for about 10 minutes (for further informations see text).

kelt (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1982a, 1984, 1985, 1986, 1987a, b, c): Das Männchen von *D. quinquevittatus* trägt die ausschlüpfenden Larven auf seinem Rücken einzeln oder zu zweit in je eine wassergefüllte Bromelienblattachsel. Das Weibchen legt in diese Blattachseln oder auf die Blätter weitere Eier. Die Larven ernähren sich von den Eiern oder ausschlüpfenden und eventuell hineinrutschenden Kaulquappen, nehmen aber auch pflanzliche Nahrung zu sich. So entwickelt sich immer nur eine Larve in einer Blattachsel. Das Weibchen von *D. imitator* (Typ 2) legt nach einer speziellen Werbezeremonie (Abb. 6) meist nur ein einziges Ei an ein schräges oder senkrechtes Bromelienblatt. Das Ei wird laufend befeuchtet und bewacht und die dann ausschlüpfende Larve vom Männchen im Beisein des Weibchens in eine wassergefüllte Blattachsel transportiert. Dort füttert das Weibchen sie mit eigenen Eiern bis zur Metamorphose (KNELLER 1982a, ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1982a, 1983, 1984). Die Larve kann sich aber ebenso gut bei einer Fütterungsunterbrechung oder -einstellung auch carnivor und herbivor ernähren wie die Larven der anderen Arten der Gruppe VIII.

Am höchsten spezialisiert sind jedoch die Vertreter der *D.-histrionicus*-Gruppe (IX). Hier sind die einzelnen, durch das Weibchen in das Wasser je einer anderen Bromelienblattachsel transportierten Larven nur noch in der Lage, sich von den unbesamten mütterlichen Eiern zu ernähren (Graeff & Schulte 1980, Jungfer 1985, Weygoldt 1980b, Zimmermann & Zimmermann 1981, 1982a, b, 1986). Wenn hier die Brutpflege aussetzt, verhungern die Larven. Diese hohe Spezialisierung der Larven und des Brutpflegeverhaltens kann nicht auf einmal entstanden sein. Ihre evolutive Wurzel liegt im Verhalten von *D. quinquevittatus* (beziehungsweise seinen Ursprungsformen). Auch seine Habitate liegen, zum Beispiel in Ecuador, nur circa 200 km von denen des *D. histrionicus* entfernt, aber – wie bei denen der *E.-pictus*- und *E.-tricolor*-Gruppen – ebenfalls getrennt durch die hohe Andenbarriere. Auch hier dürften die gemeinsamen Vorfahren der Gruppen VIII und IX bereits vor der Erhebung der Anden auf ihre jetzige Höhe ein gemeinsames Verbreitungsgebiet besessen haben, weshalb sich bei beiden eine ähnliche, hohe Spezialisation herausbilden konnte, die dann nach der Artenbildung – korrelierend mit der Auffaltung der Anden – in den konsolidierten Arten weiter erhalten blieb. Es bleibt festzustellen, daß einige Millionen Jahre später im Pliozän (Savage 1982) nach Bildung der Landbrücke in Panama sich das Phänomen der Artenbildung durch eine Gebirgsbarriere auch bei der *histrionicus*-

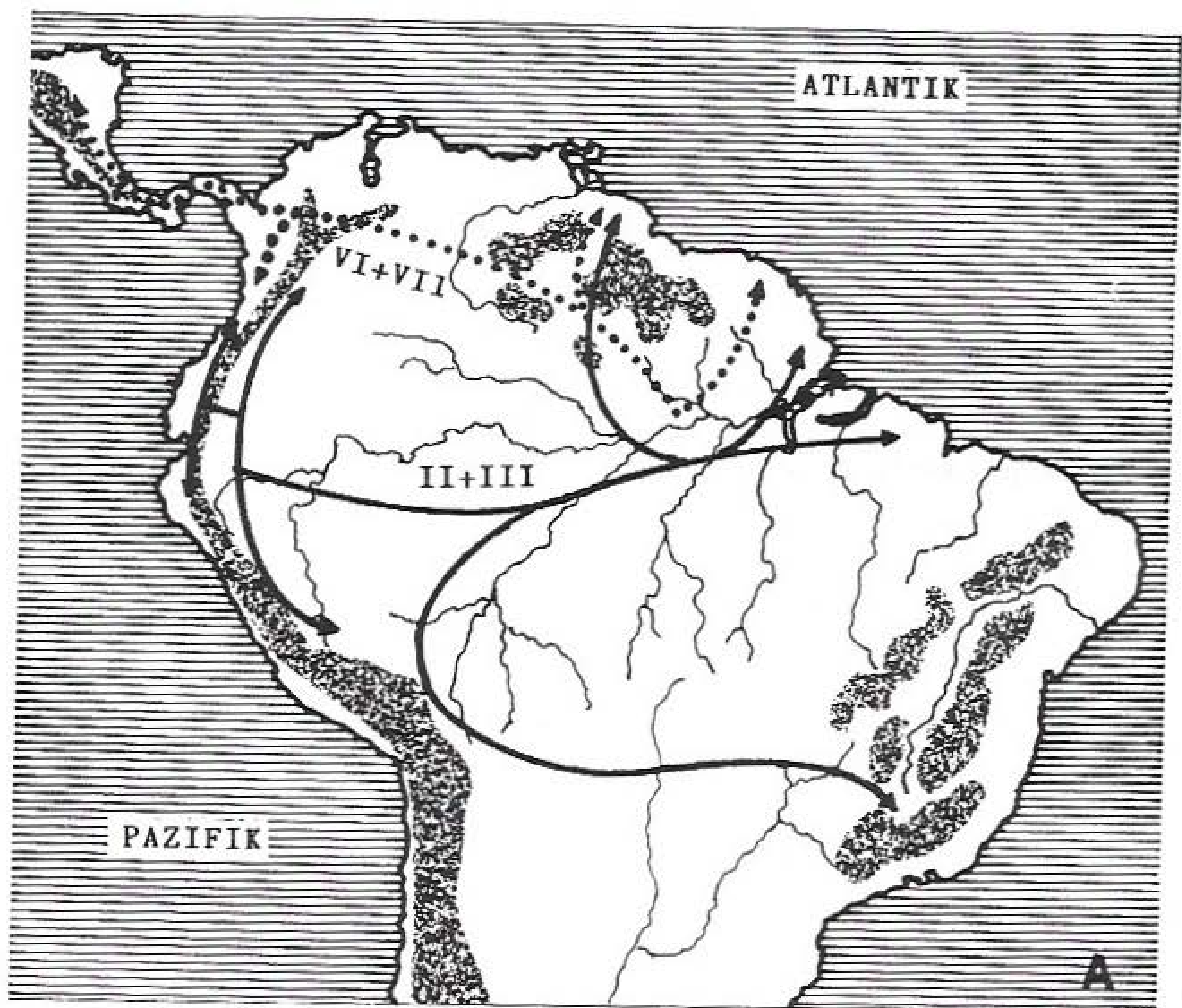


Abb. 7. Ausbreitung der Dendrobatiden-Artengruppen aus der biogeographischen Region Hylaea in das nördliche Südamerika und das südliche Mittelamerika. A = Artengruppen II und III, VI und VII. B = Artengruppen IV und V, VIII und IX.

Gruppe wiederholt hat: Die Vorfahren der *D.-histrionicus*-Gruppe, die in dieser Zeit vom Norden Südamerikas über die neue Landverbindung nach Zentralamerika bis nach Costa Rica eingewandert sind, wurden dort — wie die Vorfahren von *Phyllobates lugubris* und *P. vittatus* — durch weitere Gebirgserhebungen voneinander getrennt und bilden heute die Arten *D. pumilio* auf der Atlantikseite und *D. granuliferus* auf der Pazifikseite (SILVERSTONE 1975, SAVAGE 1982).

Besonders bemerkenswert erscheint uns, daß das für die *quinquevittatus-histrionicus*-Artengruppen spezifische Verhaltensmerkmal „Brutpflege mittels Eifütterung" vom *quinquevittatus*-Artenkomplex im Amazonaszuflußgebiet über den *histrionicus*-Artenkomplex an der Pazifikseite der nördlichen Anden bis zu den mittelamerikanischen Artenkomplexen von *D. speciosus, D. granuliferus* und *D. pumilio* ausgeprägt ist. Das weist darauf hin, daß nach dem „Prinzip der sparsamsten Erklärung" (Ax 1984) die evolutive Neuheit „Eifütterung der Larven" sich nicht konvergent an verschiedenen Stellen entwickelt haben dürfte, sondern daß sie bei einer in der Hylaea-Region ehemals verbreiteten Stammart (mit *quinquevittatus*-ähnlichen Verhaltensweisen bei der Brutpflege) einmal ausgebildet wurde und sich dann nach deren Ausbreitung und der Artenseparation als Synapomorphie bei den Vertretern der *quinquevittatus-histrionicus*-Artengruppen bis heute erhalten hat.



◄

Dispersal of the species groups of dendrobatid frogs from the hylaea region into the north of South America and the south of Central America. A = Species groups II and III, VI and VII. B = Species groups IV and V, VIII and IX.

3.4.5 Schlußfolgerung

Aufgrund der dargestellten ethologischen und zoogeographischen Befunde stellen wir für den Ursprung und die Ausbreitung der Dendrobatidenarten folgende Hypothese auf:

a. Immer zwei der aufgrund ethologischer Merkmale nahe verwandten Artengruppen, also Artengruppen II und III, IV und V, VI und VII sowie VIII und IX (als jeweilige Basisgruppe) sowie die Artengruppe I dürften bereits vor der derzeitigen Ausformung der Gebirgskette der Kordilleren einen gemeinsamen Vorfahren im damaligen Verbreitungsgebiet, der biogeographische Region Hylaea, gehabt haben (Abb. 7 A u. B).

b. Die Entwicklung und Diversifikation der einzelnen Artengruppen und -komplexe dürfte vorwiegend infolge geomorphologischer Ereignisse (zum Beispiel Gebirgsbildungen) erfolgt sein.

c. Den unter a. genannten vier Basisgruppen sowie der Gruppe I, Gattung *Colostethus*, gehört jeweils mindestens eine Art an, die noch heute ausschließlich in der Amazonasregion ihr Verbreitungsgebiet hat. Demnach ist davon auszugehen, daß als Ursprungsgebiet aller fünf Basisgruppen und damit aller Angehörigen der Familie Dendrobatidae die biogeographische Region Amazonien, die Hylaea, anzusehen ist (Abb. 5 A-D, 7 A u. B).

4. Diskussion

Im Gegensatz zu Untersuchungen über die Artbildung von Vögeln in Amazonien, zum Beispiel durch Haffer (1969, 1970, 1977), wurde dem Prozeß der Evolution von Dendrobatiden bisher noch kaum Beachtung geschenkt. Erste Ansätze über eine „Gruppenbildung" aufgrund morphologischer Kriterien von Silverstone (1975, 1976) halten einer genauen Überprüfung in vielen Fällen nicht stand. Auf die Untersuchung einer einzigen Gruppe von 5 Arten (Gruppe VI, *Phyllobates*) beschränken sich die toxikologischen Untersuchungen von Myers et al. (1978). Einen „preliminary report" über Albumin-Evolution dieser *P.-terribilis*-Gruppe in Korrelation zu einigen anderen Dendrobatidenarten erstellen Maxson & Myers (1986). Weygoldt (1987) hat einen Teilaspekt der Evolution, die für Dendrobatiden charakteristische Brutpflege, aufgrund der bisher vorliegenden Publikationen zusammengefaßt und analysiert. Viele ethologische Phänomene sind darin bereits eingehend diskutiert, insbesondere die der Funktion und der möglichen Entstehung der Eifütterung aus soziobiologischer Sicht.

Wir haben in dieser Arbeit von den derzeit bekannten 143 Arten der Familie Dendrobatidae (mit 7 Gattungen: *Dendrobates, Minyobates, Phyllobates, Allobates, Phobobates, Epipedobates* und *Colostethus*) 32 Arten (in 6 Gattungen) hauptsächlich aufgrund ethologischer Merkmale in 9 Artengruppen zusammengefaßt, deren Gruppenangehörige untereinander nahe verwandt sein dürften. Diese ethotaxonomische Klassifikation der Dendrobatiden stellt die Grundlage dar

- entsprechend unserem ethologischen Verfahren weitere Dendrobatidenarten einordnen zu können,

– mittels der Methoden der vergleichenden quantitativen Bioakustik weitere Kriterien für die Artencharakterisierung und Prozesse der Artenseparation erarbeiten zu können und
– mittels der Methoden der Phylogenetischen Systematik die stammesgeschichtliche Entwicklung der einzelnen Arten und Artengruppen detailliert herleiten zu können.

Die Evolution dürfte jedoch nicht in evolutionären Sprüngen, sondern in vielen kleinen, nacheinander folgenden Schritten verlaufen sein (Mayr 1967). So müssen sich auch zwischen den beiden großen Entwicklungsstufen der Brutpflege (1. Larven werden getragen und gemeinsam in das Wasser abgesetzt, Artengruppen I-VII und 2. Larven werden getragen, je einzeln in das Wasser von Bromelienblattachseln abgesetzt und dort bis zur Metamorphose mit Abortiveiern gefüttert, AG VIII u. IX) mehrere Übergangsformen, ethologische „connecting links", entwickelt haben. Wir haben herausgefunden, daß die kaum 20 mm großen Frösche der *D.-quinquevittatus*-Gruppe (VIII) nicht nur die Nachfahren des Verbindungsgliedes sein dürften, sondern auch noch unter sich eine Abstufung in ihren Verhaltensmerkmalen von den weniger zu den hoch spezialisierten Arten aufweisen. *Dendrobates reticulatus,* als ein noch relativ unbeholfener Kletterer, erinnert in seinem Verhalten (zum Beispiel Eiablage auf Laub am Boden) noch stark an die Arten der *Dendrobates-leucomelas*-Gruppe (VII). *Dendrobates fantasticus, D. quinquevittatus, D. imitator* und *D. variabilis* sp. n. (Typ 1-3) halten sich dagegen vorwiegend in höheren Baumregionen, meist an Bromelien, auf. Das von uns erstmalig untersuchte und hier genauer vorgestellte Brutpflegeverhalten von *D. quinquevittatus* (Typ 1) zeigt, daß infolge der zahlreichen Eiablagen eines Weibchens an einer Bromelie und dem ausgeprägten Kannibalismus der Larven meist nur die jeweils stärkste Larve in einer Bromelienblattachsel ihre Metamorphose abschließen kann.

Bei der Geschwisterart, *Dendrobates imitator* (Typ 2), hat sich ein als „höheres Sozialleben" zu bezeichnendes Verhalten (Markl 1974) entwickelt: Revierverhalten, Ortstreue, Erkennen des Partners beziehungsweise der Gruppenmitglieder durch optische, akustische und taktile Signale wie bei vielen anderen Dendrobatidenarten auch, dazu aber eine „familiäre Brutpflegebeziehung" durch Paarbildung, Kooperation von Männchen und Weibchen beim Bewachen und Bewässern des meist einzigen Eies, insbesondere aber durch das Hinführen des Weibchens durch das Männchen mittels Rufen und Kreiseltanzbewegungen zur Bromelie mit der Larve, damit das Weibchen hier die Larve mit eigenen Eiern füttere.

Alle diese Untersuchungen über das komplexe und hochspezialisierte Werbe- und Brutpflegeverhalten der Dendrobatiden beruhten bisher nur auf Terrarienbeobachtungen. Zum ersten Mal konnten wir dann 1984 bei Freilanduntersuchungen in Ecuador die höchste Form der Brutpflege, die Fütterung der Larven mit Abortiveiern der Mutter, bei *D. histrionicus* bestätigt finden (Zimmermann & Zimmermann 1985). Weitere Freilanderhebungen 1986 in Ecuador, im Tieflandregenwald entlang des Rio Pastaza, eines großen Amazonaszuflusses, erbrachten auch die Bestätigung unserer Terrarienbeobachtungen über die Brutpflege von *D. quinquevittatus,* eine der vermuteten Zwischenformen. Nach Erkennen ihrer Rufe aus

den Trichterbromelien in mehreren Metern Höhe (bis zu den Baumwipfeln) untersuchten wir dieselben Bromelienarten auf den am Boden liegenden Bäumen der jeweils angrenzenden Rodungsgebiete. Bei frischgefällten Bäumen fanden wir in jeder zweiten Bromelie ein Gelege von *quinquevittatus* auf den Blättern und höchstens eine Larve in einer wassergefüllten Blattachsel und dazu einige herumkletternde Adulti (bei älteren Rodungsflächen kein Gelege und keine Kaulquappen in den zum Teil vertrockneten Bromelien und pro circa 500 qm Rodungsfläche höchstens ein abgemagertes, adultes Tier). Bei dieser Art scheint sich das zu bestätigen, was Myers et al. (1984) von einer erst kürzlich in Baumbromelien entdeckten *Dendrobates*-Art Panamas, *D. arboreus*, vermuteten: Diese kleinen, auf Baumbromelien lebenden Baumsteiger sind im Laufe der Evolution zu Bewohnern von Epiphytenbiotpen (Walter & Breckle 1984) mit an diesen Lebensraum adaptiertem, sehr komplexen Fortpflanzungsverhalten geworden.

Weiterführende Freilandstudien, insbesondere in der Kronendachregion der Tieflandregenwälder sind erforderlich, um die ökologischen Ursachen und die Einnischung einer solch hohen Verhaltensspezialisation dieser Anuren im komplexen Wirkungsgefüge des Ökosystems „Tropischer Regenwald" zu erfassen.

Danksagungen

Allen, die uns für diese Arbeit mit ihrem Rat zur Seite standen, möchten wir herzlich danken, insbesondere Prof. Dr. E. Del Pino, Prof. Dr. L. Arcos-Teran und Prof. T. de Vries, Pontificia Universidad Catolica del Ecuador, Quito, für ihre Unterstützung bei Freilanduntersuchungen in Ecuador, Prof. Dr. P. Weygoldt, Universität Freiburg, für die kritische Durchsicht des Manuskripts, ausführliche und anregende Diskussionen und den Tausch verschiedener Dendrobatiden, Prof. Dr. J. Frenkel, University of Kansas, für die Überlassung von Tieren, wertvolle Hinweise und Beschaffung schwer zugänglicher Literatur, Prof. Dr. J. M. Savage, University of Miami, Dr. R. J. Wassersug, Dalhousie Universität Halifax, Prof. Dr. K. W. Wells, University of Connecticut, Prof. Dr. W. Frank und Prof. Dr. H. Rahmann, Universität Stuttgart-Hohenheim, für viele schriftliche und mündliche Anregungen, Dr. A. Schlüter, Naturkundemuseum Stuttgart, für die Beschaffung wichtiger Literatur und die spanische Übersetzung der Zusammenfassung und K. Beuret, Zoo Basel, W. Bischoff, Museum und Forschungsinstitut Alexander Koenig, Bonn, K.-H. Jungfer, Lauchheim, H. Schlaile, Weißach im Tal, C. Schneider, Pratteln, für wertvolle Gespräche beziehungsweise den Tausch von Tieren.

Zu besonderem Dank verpflichtet sind wir Prof. Dr. W. E. Duellman und L. S. Ford, Mus. nat. Hist., The University of Kansas, Dr. C. W. Myers, Amer. Mus. nat. Hist. New York, für lange und eingehende Diskussionen und Hinweise, letzterem insbesondere für die Überlassung einer noch unpublizierten Arbeit und Priv.-Doz. Dr. W. Böhme, Museum und Forschungsinstitut Alexander Koenig, Bonn, für wertvolle Anregungen und Überprüfung der Arbeit im Hinblick auf taxonomische und Dr. W. Kästle, München, im Hinblick auf ethologische Fragen.

Ohne den persönlichen Einsatz der Familienmitglieder wären langjährige Haltung, Zucht und Untersuchungen nicht möglich gewesen. Wir danken deshalb M. Zimmermann, Stuttgart (Zucht und Futtertiere), Dipl.-Ing. P. Zimmermann, Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Karlsruhe (Ökologie), Dipl.-Ing. A. Zimmermann, Universität Stuttgart (Mikroelektronik und Programmierung).

Zusammenfassung

Das Verhaltensinventar von 32 Dendrobatidenarten wird anhand von 62 definierten Verhaltensparametern beschrieben. Auf der Basis abgestufter Ähnlichkeiten homologer Verhaltensmerkmale ergeben sich neun Artengruppen: Artengruppe I *Colostethus*, II *Epipedobates-pictus*-Gruppe, III *Epipedobates-tricolor*-Gruppe, IV *Phobobates-silverstonei*-Gruppe, V *Allobates-femoralis*-Gruppe, VI *Phyllobates-terribilis*-Gruppe, VII *Dendrobates-leucomelas*-Gruppe, VIII *Dendrobates-quinquevittatus*-Gruppe und IX *Dendrobates-histrionicus*-Gruppe. Diese Artengruppen sind in einem Taxonomie-Diagramm dargestellt.

Zwei Artengruppen (IV und V) erhalten wegen ihrer je für sich gemeinsamen und zu anderen Artengruppen stark unterschiedlichen morphologischen und ethologischen Merkmalen Gattungsrang, *Phobobates* nov. gen. für die *silverstonei*-Gruppe (IV) und *Allobates* nov. gen. für die *femoralis*-Gruppe (V).

Eine Form von *Dendrobates quinquevittatus* wird insbesondere wegen gravierender Unterschiede in den Rufen als neue Art *Dendrobates variabilis* sp. n. beschrieben.

Anhand der verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten und Artengruppen und der geomorphologischen Ereignisse in ihren Verbreitungsgebieten wird dargelegt, wie sich die Angehörigen der Familie Dendrobatidae im Verlauf des Tertiärs und des Pleistozäns entwickelt und ausgebreitet haben könnten.

Resumen

Por medio de 62 parámetros se describe el comportamiento de 32 especies de dendrobátidos. A base de similitudes de comportamientos homólogos resultan nueve grupos. Entre ellos, por causa de características morfológicas y etológicas discrepantes a otros grupos, el IV y el V forman los nuevos géneros *Phobobates* nov. gen. y *Allobates* nov. gen.

Los nueve grupos son: (I) el género *Colostethus,* (II) el grupo *pictus* del género *Epipedobates,* (III) el grupo *tricolor* del género *Epipedobates,* (IV) el género *Phobobates* (antes grupo *siverstonei* del género *Dendrobates*), (V) la especie *Allobates femoralis* (antes *Dendrobates femoralis*), (VI) el grupo *terribilis* del género *Phyllobates,* (VII) el grupo *leucomelas* del género *Dendrobates,* (VIII) el grupo *quinquevittatus* del género *Dendrobates* y (IX) el grupo *histrionicus* del género *Dendrobates.* Se detalla estos grupos en un diagrama taxonómico.

A base de investigaciones etológicas y bioacústicas se describe la nueva especie *Dendrobates variabilis* sp. n.

Relaciones parientes entre los grupos y las especies y sucesos geomorfológicos en sus regiones de distribución permiten deducir la posible evolución y extensión de los dendrobátidos durante los períodos Terciario y Pleistocenio.

"The Breeders Forum"

Jack Frenkel submits the following comments relative to the questions that appeared in the last "Breeders Forum":

Question number 1, you will recall concerned the use of ants as food items for dendrobatids. Dr. Frenkel writes; Ants: There are of course many different ones in different countries. The ones that have been identified upon the analysis of gastric contents of dendrobatids are probably not available in Sweden. Hence, one can only collect whatever ants live in ones backyard (or one can purchase ant farms), and offer them to the frogs. I found that only one small ant of three was accepted when I tried it myself. It may be possible to bred them. I have not seen any literature on this".

Question number 2 concerned mites. "Mites: There are many kinds of mites. One can feed free living types. It is doubtful that any of the blood-sucking mites which attach to lizards and snakes could be collected in useful quantities. Some parasitic mites have been described from frogs but they are not likely to be encountered".

Question 3 referred to light sources. "Light bulbs: One would have to obtain the light spectrum of each kind of lamp from the manufacturer and compare them. Both the needs of UVL by different species and their susceptibility to irradiation varies. I have the impression that my *D. auratus* diad, whereas *D. pumilio* survived and did well when exposed to a Gro-Lux tube for twelve to fourteen hours per day".

Question 4 concerned the "right" quantities of food for dendrobatids. " Concerning food; in the question the type of food is not specified, nor the size of the terrarium, opportunities for climbing and other activity and the population density inhibiting such movement. One should keep in mind that these frogs, in nature, do not have their food powdered with vitamins and minerals. However, I have not seen any adverse effects of overdosing. If vitamins are used, vitamin D3 would be better than D2.

Many thanks to Dr. Frenkel for his comments. There were no new questions for the "Breeders Forum" this time.



Guerrillas, Drug Runners Attack Police!

The following is a verbatim copy of an article that appeared in the Kansas City Times on March 29th, 1989 (Associated Press). It was submitted by Jack Frenkel. It is reprinted here because of its general interest to our membership.

LIMA, Peru - A combined force of leftist guerrillas and drug traffickers overran a jungle police post in the heart of Peru's cocaine region, killing 10 officers and wounding 12, military officials reported Tuesday.

The attack at dusk Monday was among the bloodiest of recent months. Officials said that it might have been a response to U.S.-financed testing of a herbicide against coca, the raw material of cocaine.

Premier Armando Villaneva and Defense Minister Enrique Lopez on Tuesday flew to Uchiza, site of the attack 245 miles northeast of Lima, the government news agency Andina reported. Officials said more than 100 soldiers and police troopers were sent to the town as reinforcements.

Military officials said 150 rebels and drug runners attacked the 50-man post Monday with gunfire and grenades. Six attackers were slain.

Maoist guerrillas of the Shining Path movement have protected drug traffickers for about two years in exchange for arms and money.

In June 1987, drug traffickers and Shining Path guerrillas destroyed the police post at Uchiza in the cocaine country of Peru's Huallaga Valley. Six police officers were killed in that raid.

Ten days ago the U.S. and Peruvian governments began a second phase of tests of the herbicide Tebuthiuron, sold under the trade name Spike, in the Huallaga Valley, which produces about 60% of the worlds coca.

Environmentalists say the chemical could destroy other plants and lead to widespread erosion. Officials said tests on 40 acres would track the herbicide's effect on coca and the environment over at least a year.

The Frog

Be kind and tender to the Frog,
And do not call him names,
As 'Slimy skin' or 'Polly-wog,'
Or likewise 'Ugly James,'
Or 'Gap-a-grin,' or 'Toad-gone-wrong,'
Or 'Bill Bandy-knees':
The Frog is justly sensitive
To epithets like these.
No animal will more repay
A treatment kind and fair;
At least so lonely people say
Who keep a frog (and by the way,
They are extremely rare).

- Hilaire Belloc

SECOND ANNUAL MEETING - ISSD
IN CONJUNCTION WITH THE 13th ANNUAL IHS, PHOENIX, ARIZONA

General Meeting of the Members - June 20th, 1989 - 14:00
Board of Directors Meeting - June 21st, 1989 - 20:00

In accordance with Article IV of the **ISSD** Bylaws, a Nominating Committee has been formed consisting of the following people:

Ed Oshaben - Chairperson
Jack Cover
Sam Gonzalez

Nominations for all society offices should be submitted in writing to the Chairperson prior to June 10th, 1989. They should be sent to: Ed Oshaben, 10669 Jubilee Drive, Chardon, Ohio, U.S.A., 44024.

Additional nominations will be accepted at the general membership meeting which follows the Workshop being conducted by Dale Bertram on Tuesday afternoon, June 20th, 1989 at the Holiday INN, Phoenix. Paid-up members of ISSD only, are eligible to submit names (including their own) for nominations.

MEETING - BOARD OF DIRECTORS - JUNE 21st, 1989
Open to all members in good standing.

AGENDA:

Call to order
Review of minutes - June 1988 meeting
Treasurers report - Financial status;
- Dues increase?
- Additional membership categories?
  - Institutional
  - Contributing
- Sale of T-shirts
  - Appealing design saleable to those with more general interests?
- Sale of Back-issues of the **ISSD** Newsletter, bound annual volume?
- Sale of other promotional "fund-raiser" items.

- Membership Promotion;
  - Incentives?
  - Membership Committee?
  - Promotion of **ISSD** for wider appeal (eg. general herptoculturists)
  - How to reach potential foreign members (Europe? - Asia?)
- Newsletter;
  - Current status?
    - Editor
    - Material on hand?
  - Future?
- Travel Grant - Future?
- Formation of working committees
- Proposed amendments to Bylaws
  - Creation of an additional Board position - "fund raiser".
- Additional business
- Adjournment.

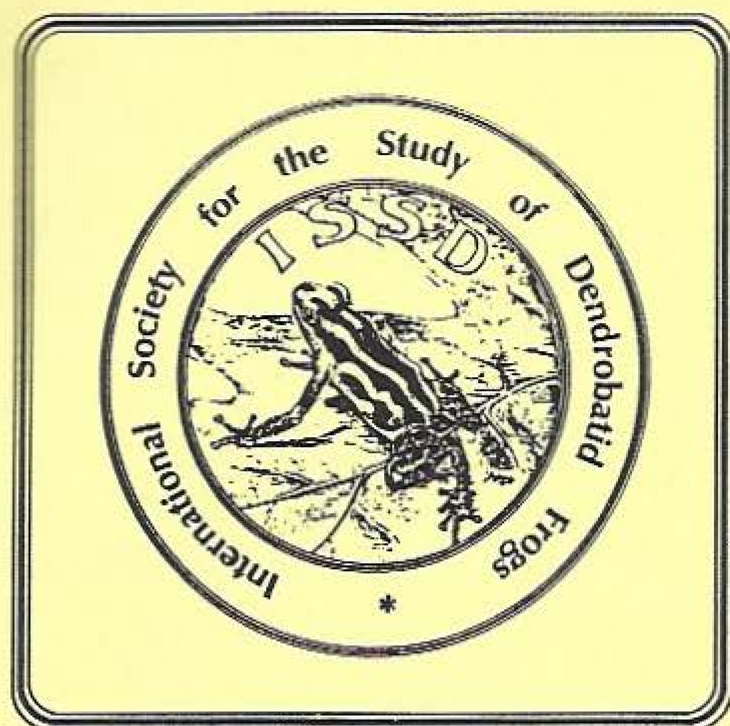
Any member of **ISSD** who cannot attend the Phoenix meeting is welcome to submit agenda items in writing before June 10th, 1989. They should be sent to David Hulmes, 122 Second Avenue, Hawthorne , New Jersey, U.S.A., 07506. They will be added and addressed at the meeting. A report of the meeting will be published for the benefit of the general membership in a future edition of the newsletter.

Classified Ads:

FOR SALE: *Dendrobates tinctorius* (CB), both the powder blue and the cobalt blue color phase will be ready for shipment in 1-2 months. A waiting list is now forming. The frogs are $35.00 each and a 1/2 down-payment is required to reserve them. Write to: Dale Bertram, One Virginia Terrace, Madison, Wisconsin, U.S.A., 53705.

FOR SALE: *Phyllobates vittatus*, 5 sub-adults available, Captive bred. $50.00 each or $40.00 each if all 5 are purchased. Call James Reilly at 201-292-0544.





ISSD extends an invitation of membership to any and all persons who are interested in the study of Dendrobatid frogs.

Membership Registration:

Name: ______________________________

Address: ______________________________

____

____

____

Phone #: ______________________________

Date: ______________________________

Comments: ______________________________

____

Annual membership dues are $15.00 (U.S. funds). New members may submit dues using one of the following methods: A. $15.00 cash, U.S. currency (please send via registered mail and wrap a piece of paper around the bills so that they are not visible through the envelope). B. Send a draft from a U.S. bank made out to ISSD in the amount of $15.00. C. Send a draft from a non-U.S. bank or an international money order made out in the currency of your respective country in an amount which, when exchanged, will be equivalent to $18.00 (U.S. funds). Please do not send non-U.S. bank drafts or international money orders made out in U.S. dollars, significant delays and excessive fees are charged to process such drafts.

Send registration forms and dues to:

ISSD - c/o Ed Tunstall
2320 West Palomino Drive
Chandler, Arizona
85224 U.S.A.